ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Р. Г. Гершинская* и *А. И. Кац*

Сдано в набор 4.10.78. Подписано к печати 29.12 78. М-20810. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бумага № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9$^1/_2$ + 1 вкл. ($^3/_8$ печ. л.) = 13.65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.67. Тираж 2833. Тип. зак. 812.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ 64

ВЫПУСКИ 1—12



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1979

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 581.132 : 612.22

О. А. Семихатова, О. В. Заленский

ОБ ИЗУЧЕНИИ ГАЗООБМЕНА В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА РАСТЕНИЙ

O. A. SEMIKHATOVA, O. V. ZALENSKY. GAS EXCHANGE MEASUREMENTS IN THE STUDY OF PLANT PRODUCTIVITY

Дан теоретический анализ основных направлений исследований фотосинтетического и дыхательного газообмена, имеющих целью познание продукционного процесса растений и факторов, определяющих их продуктивность.

Осуществление Международной биологической программы и планы работ по теме «Человек и биосфера» значительно усилили интерес ботаников к проблеме продуктивности не только культурных, но и дикорастущих растений. Увеличилось число публикаций, посвященных изучению фотосинтеза и дыхания как факторов продуктивности. При этом стало более ясным, что ряд теоретических вопросов этой области еще недостаточно разработан. К числу последних относится вопрос о целях определений фотосинтетического газообмена в связи с продуктивностью растений. Он остался недоработанным, по-видимому, потому, что отношение исследователей к прямым определениям газообмена при изучении продуктивности изменялось.

Как известно, в начале XX в. предполагали прямую связь между интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью (Lundegardh, 1924). Позднее С. П. Костычев и его сотрудники считали, что интенсивность фотосинтеза играет подчиненную роль в продуктивности и придавали основное значение процессам роста (Чесноков, Базырина, 1932; Базырина, Чесноков, 1934; Костычев, 1937). Л. А. Иванов (1941) подверг эти взгляды резкой критике и «вернул» фотосинтез на первое место среди факторов, определяющих продуктивность растения. Он четко разграничил понятия интенсивность и продуктивность фотосинтеза и дал формулу фотосинтетической продуктивности, которая легла в основу многих последующих исследований. Однако поиски ведущего, «лимитирующего» звена, которое в данных условиях определяет продуктивность растения, интенсивно продолжались. На разных этапах развития теории фотосинтетической продуктивности это ведущее звено понималось по-разному, в связи с чем возникали и сменяли друг друга различные концепции продуктивности (Watson, 1952; Ничипорович, 1966; Ioshida, 1972). Сначала была концепция нетто-ассимиляции (NAR-concept), затем оптимального листового индекса (LAI-concept), фотосинтетически активной радиации (PhAR-concept) и, наконец, идеального типа растения (ideal plant type concept) и атрагирующих центров (source-sink concept).[1] Что же касается интересующих нас прямых определений газообмена растений, то они долгое время не были включены в число параметров, определяемых при изучении продуктивности. Очень много, если не большинство, работ по продуктив-

[1] Интересно отметить, что эта концепция близка взглядам Костычева и Чеснокова и их сотрудников.

ности было выполнено без единого прямого определения фотосинтеза. Дыхание же непосредственно определялось еще реже, чем фотосинтез, и даже в тех случаях, когда измерялся фотосинтез, оно было «скрыто» в различных вводимых при вычислении продуктивности коэффициентах. Вместе с тем информационные возможности определений интенсивности фотосинтеза и дыхания очень велики. Но, несмотря на то что необходимость прямых определений газообмена при изучении продукционного процесса [2] неоднократно подчеркивалась (Бриллиант и Горбунова, 1955; Ничипорович, 1955; Ничипорович и др., 1961; Заленский, 1956б), систематически изучать интенсивность фотосинтеза и дыхания в работах, посвященных продуктивности, стали только, когда сложилась концепция идеотипа растений. В нашей стране этому несомненно способствовали многочисленные публикации А. А. Ничипоровича (1952, 1955, 1956, 1966, и др.), в которых он не только подчеркивал значение фотосинтетического газообмена, но пропагандировал и развивал методы его изучения. Детальные исследования газообмена особенно необходимы при изучении продукционного процесса дикорастущих растений (Заленский, 1956, 1977; Захарьянц и др., 1971; Eckardt, 1974; Caldwell, 1975, и др.). В настоящее время, когда резко возросло внимание к дикорастущим растениям, повидимому, представляется своевременным обобщить имеющиеся сведения о целях и задачах исследования фотосинтетического и дыхательного газообмена при изучении продукционного процесса.

Анализ литературы позволяет нам выделить шесть основных направлений в исследовании газообмена растений в связи с их продуктивностью. Все эти направления связаны между собой, поэтому их разделение в сильной степени условно и, вероятно, дискуссионно. Но они различаются по методике проведения опыта, по подходу к объекту и по ряду дополнительных показателей. Мы считаем их разделение целесообразным.

Для первого четко сложившегося направления целью определения газообмена являются сведение баланса сухого вещества и вычисление величины продуктивности растения. Исследования такого рода стали развиваться сразу после появления первых математических уравнений продуктивности (Кокин, 1926; Boysen-Jensen, 1932; Иванов, 1941) и до сих пор широко распространены. Особенно много работ в этом направлении проводится с древесными растениями (Polster, 1950; Малкина и др., 1970). Методическим подходом здесь является определение газообмена всего растения в условиях, максимально приближающихся к естественным. При работе с крупными объектами (деревьями) о газообмене целого растения часто судят на основании определений, проведенных на крупных частях кроны с последующим суммированием полученных результатов (Малкина, 1978).

Отдавая должное большому значению работ этого направления, подчеркнем, что количественная оценка продуктивности по газообмену целесообразна лишь в тех случаях, когда прямое определение прироста нежелательно, например из-за ценности растения, или невозможно из-за особенностей объекта, например планктонных водорослей или таких жизненных форм, как растения-подушки, большую часть которых составляют уже отмершие побеги, и т. д. Если же возможно провести прямое определение продуктивности растений, то легче и верней сделать это весовым способом.

Второе направление возникло в результате дальнейшего развития первого. Целью работ этого направления уже является не вычисление продуктивности, а анализ ее формирования в данных условиях. Фотосинтез, дыхание и рост исследуются, чтобы выявить роль каждого из этих факторов продуктивности в формировании прироста сухой массы растения.

[2] Не стремясь дать определение принятому в последние годы понятию «продукционный процесс», укажем лишь, что мы понимаем его как процесс образования сухой массы растения в результате взаимодействия факторов продуктивности (этот термин принят ранее, см.: Заленский, 1956а): роста (вернее морфогенетической дифференцировки), фотосинтеза и дыхания.

Как справедливо писала В. А. Бриллиант: «Если не учитывать во всем объеме взаимосвязанность всех звеньев, участвующих в создании урожая, нельзя правильно представить себе физиологическую роль в них отдельных процессов» (Бриллиант и Горбунова, 1955, с. 141). Для работ этого направления характерен анализ внутренних связей фотосинтеза целого растения и особенностей строения растения (листовой площади, размера, формы, расположения в пространстве и густоты листьев и т. д.) с ростовыми процессами (скоростью нарастания листовой поверхности, длительностью жизни листьев, накоплением сухой массы отдельных органов и т. д.); в последние годы стало уделяться особое внимание и роли дыхания. Именно на основании работ этого направления сложилась концепция идеотипа растения. Основным методическим приемом при этом является также определение интенсивности газообмена — фотосинтеза и дыхания — целого растения (или частей растения с последующим суммированием полученных результатов, чтобы судить о всем растении); измерения проводятся в обстановке, максимально приближающейся к естественным условиям произрастания объекта — пример таких определений см. в работе Лор (Löhr, 1975). Очевидно, что такие определения газообмена трудны в методическом отношении, особенно для растений сомкнутых ценозов, каковыми, как правило, являются посевы. Однако непосредственная связь рассматриваемого направления исследований газообмена с сельскохозяйственной практикой является гарантией того, что эти трудности будут преодолены и прямые определения фотосинтеза и дыхания как факторов продуктивности будут широко применяться.

Третье направление сравнительно ново. Оно имеет целью математическое моделирование продукционного процесса. Выделение этих работ в отдельное направление особенно дискуссионно. Они отличаются не постановкой опытов, а лишь способом анализа экспериментальных результатов. Однако нам кажется целесообразным выделить их, так как за 25 лет, прошедших со времени первой модели Монси и Саеки, сложился определенный круг исследователей, занимающихся моделированием (Тооминг, 1977); среди них циркулируют свои идеи, есть в нем и свои теоретики. В связи с возросшим вниманием к охране растительного мира расширились задачи работ по моделированию и прогнозированию поведения различных видов растений и растительных сообществ при изменении условий, в частности под влиянием деятельности человека. Так что число «модельщиков» довольно значительно.

Одной из больших заслуг этого направления является привлечение внимания физиологов растений к тому, как мизерны еще фактические данные о разных сторонах жизнедеятельности растений, в частности о процессе дыхания (Росс, 1972). Первые же попытки создания математических моделей растительных систем сразу выявили недостаток сведений об онтогенетических изменениях газообмена различных органов растений, включая даже листья; мало изучены физиологические изменения, связанные с различным положением листьев на побегах, и т. д. Влияние внешних условий на газообмен также еще нельзя считать достаточно изученным. Таким образом, для дальнейшего развития этого, как и остальных направлений исследования продукционного процесса, необходимо прежде всего интенсивное накопление фактического материала о динамике изменений величин всех показателей фотосинтеза и дыхания и морфогенеза растений в различных условиях произрастания.

Четвертое направление касается теоретических основ всех предыдущих направлений. Его цель — выявление причинных связей между интенсивностью фотосинтеза и дыхания (и другими факторами продуктивности) на уровне целого растения. О значении этого направления нет необходимости много писать. К сожалению, до сих пор механизм регуляции фотосинтеза и возможная роль в ней процесса дыхания изучены чрезвычайно слабо. В рамках одного из распространенных в настоящее время представлений о регуляции фотосинтеза (source-sink concept) дыханию отводится существенная роль в определении емкости атрагирую-

щих центров. Некоторые авторы допускают возможность прямого влияния интенсивности дыхания на интенсивность фотосинтеза целого растения (Damisch, 1974). Однако, по-видимому, серьезных сдвигов в познании взаимосвязи фотосинтеза и дыхания на уровне целого растения можно будет ждать только тогда, когда накопится больше фактического материала. В настоящее время разрабатываются подходы для выявления взаимосвязи этих процессов и намечаются пути их изучения. Значительным шагом вперед является разделение суммарного газообмена на составляющие, связанные с различной функциональной активностью растения — «дыхание на рост» и «дыхание на поддержание». Это разделение не только привлекло внимание исследователей к изучению процесса дыхания, но и дало возможность отбросить, наконец, длительно бытовавшее представление о дыхании как ненужной трате ассимилятов. Оно способствовало выявлению связей дыхания с другими факторами продуктивности. И хотя проведенное пока выделение составляющих дыхания еще довольно формально и не совсем ясна сущность дыхания на поддержание, сам подход к исследованию связи дыхания с другими процессами не по суммарной величине газообмена, а по его функциональным составляющим весьма перспективен. В самые последние годы этот подход применен и к фотосинтезу (Raven, 1976).

Четыре перечисленных направления исследований газообмена в связи с продуктивностью являются наиболее распространенными и наиболее известными. Однако они не исчерпывают богатые информационные возможности определений интенсивности фотосинтеза и дыхания, использование которых может способствовать познанию закономерностей продукционного процесса. Можно выделить еще два направления, отличающихся как целью изучения фотосинтеза и дыхания, так и методическим подходом к растению.

В одном из них — п я т о м — определения фотосинтеза и дыхания играют «индикаторную» роль, т. е. являются свидетельством или средством установления изменения функционального состояния растения в связи с изменениями внешних условий. Очевидно, что как для предсказания результатов продукционного процесса, так и для выяснения причин изменения продуктивности чрезвычайно важно выявить влияние внешних условий на физиологическое состояние растения и установить, соответствуют ли данные условия «состоянию комфорта» растений.

В ш е с т о м направлении интенсивность фотосинтеза и интенсивность дыхания играют роль показателей функциональной стойкости растения: по подавлению активности этих функций судят о границах толерантной зоны в ряду напряженности внешних факторов, т. е. находят ту напряженность, которая уже повреждает растение.

Таким образом, в двух последних направлениях основное внимание уделяется взаимосвязи фотосинтеза и дыхания с факторами внешней среды, но в то время как пятое направление исследует изменения внешних условий внутри толерантной зоны, в шестом определения интенсивности фотосинтеза и дыхания служат цели выявления уже повреждающих растения воздействий. Следовательно, характерным для работ, принадлежащих к этим двум направлениям, является то, что в них всегда ведутся сопоставления климатических условий произрастания растений и его реакции на эти условия, в то время как в четырех описанных выше направлениях анализируются наблюдающиеся в данных условиях произрастания соотношения элементов продукционного процесса самого растения.

После краткой характеристики всех направлений остановимся подробнее на последних двух, касаясь остальных лишь в сравнении с ними, поскольку эти последние хуже разработаны.

П я т о е и ш е с т о е направления отличаются большей простотой приемов определения газообмена: преследуя цели этих направлений, можно определять интенсивность фотосинтеза и дыхания не целого растения, а отдельного листа (листьев). Этот лист должен принадлежать к числу активно ассимилирующих и не отклоняться (по визуальной оценке)

от основной массы листьев по возрасту и состоянию. Однако это именно отдельный лист, а не целое растение, газообмен которого надо определять в работах, относящихся к первым четырем из выделенных нами направлений.

Следует оговориться, что на ранних этапах развития теории фотосинтетической продуктивности растений определения газообмена на отдельных листьях использовались и для суждения о величине продуктивности целого растения или даже посева, а также и для выявления ведущего элемента продукционного процесса (Оканенко, 1955; Ничипорович и др., 1961). Позднее, вследствие того, что между интенсивностью фотосинтеза отдельного листа и продуктивностью, как правило, не обнаруживалось прямой связи, более того, нередки были случаи обратной связи, создавалось впечатление, что определения интенсивности фотосинтеза на отдельных листьях вообще не нужны при разработке проблем продуктивности растений. Однако такое впечатление неправильно: определения газообмена на отдельных листьях способны дать ряд ценных сведений для познания закономерностей продукционного процесса. Важно только, чтобы интерпретация полученных на отдельных листьях данных не выходила за пределы возможностей этих определений.

Определения интенсивности фотосинтеза и дыхания на отдельных листьях успешно выполняют ту роль, которую мы назвали индикаторной. Проведенные в суточной и сезонной динамике, они позволяют в ряде случаев определить, какой из внешних факторов является ведущим в данном комплексе внешних условий. Кроме того, они показывают влияние всего комплекса факторов на фотосинтез и дыхание, позволяют делать заключения о степени «комфорта» растения, а также указывают на величину его функциональной стойкости. Такие сведения нужны как для обоснования практических мероприятий по увеличению продуктивности, так и для выявления различий между сортами и видами растений. Из сказанного ясно, что определения газообмена отдельного листа имеют выход в практику. Некоторые характеристики газообмена могут служить показателями, которые следует использовать в селекционной работе (Huber, Polster, 1955; Nichiporowich, 1975; Wilson, 1975). Так, опираясь на данные по газообмену, можно подобрать сорта и виды, которые, по образному выражению А. А. Ничипоровича, наилучшим образом «вписываются» в погодные условия данного местообитания (1971, с. 17).

Выявить функциональную стойкость дикорастущих растений важно для суждения о степени приспособленности исследуемого вида к современным условиям его обитания, что существенно для выяснения перспектив использования этого вида растения (Заленский, 1956а, 1959; Захарьянц и др., 1971; Горышина, 1975).

Разберем показатели, которые применяются в работах пятого из выделенных нами направлений. Эти показатели были намечены ранее О. В. Заленским (1956б). Они следующие: характер суточного хода фотосинтеза и дыхания, дневная продолжительность активного фотосинтеза, максимальные величины фотосинтеза и дыхания, их соотношения, вегетационные изменения обоих процессов, кардинальные точки зависимости этих процессов от факторов внешней среды. Эти характеристики газообмена могут сопровождаться измерениями таких сторон ассимиляционного процесса, как отток продуктов фотосинтеза, количество ассимилятов, потребляемое в разные сроки вегетации самими листьями, качественный состав ассимилятов и др. Из приведенного перечисления видно, что используемые здесь показатели не оригинальны, они же определяются и в работах других направлений. Но в этом—индикаторном—направлении акцент делается на выявление зависимости организма от среды, в то время как в других, особенно во втором, учитывается главным образом внутренняя связь участвующих в продукционном процессе элементов; вследствие этого и методические подходы к изучению газообмена различны: объектом служит отдельный лист или целое растение (Negisi, 1966; Горышина, 1969, 1975; Schulze, 1972; Вознесенский, 1977).

Последнее — шестое — из выделенных нами направлений исследования газообмена растений в связи с продуктивностью также довольствуется определениями фотосинтеза и дыхания на отдельных листьях. Однако если в предыдущем направлении необходимы и достаточны определения в естественных условиях обитания растений, то в последнем направлении надо добавлять к таким исследованиям определения, проведенные при искусственно созданной напряженности факторов. Действительно, повреждающего напряжения факторов может не быть в сезон работы. Несомненно, определения газообмена отнюдь не являются единственными средствами выявить повреждение растения, но их использование дает возможность обнаружить обратимые повреждения растения, которые, вызывая временное снижение темпов роста и фотосинтеза, могут оказать существенное влияние на продуктивность.

Показателями, характеризующими изменения газообмена при повреждающем воздействии различных факторов, могут быть величины напряженности фактора (например, температура), вызывающие: 1) начальное подавление интенсивности фотосинтеза или дыхания, 2) 50%-е снижение активности или 3) полное подавление функции (Семихатова, 1968). Необходимо отметить, что при исследовании различных процессов для выявления границ толерантной зоны напряженности того или другого фактора получаются разные результаты (Александров, 1975). Хорошо известно, что процесс фотосинтеза значительно более чувствителен к внешним воздействиям, чем процесс дыхания. Следовательно, зона толерантной напряженности внешних факторов будет у́же для фотосинтеза, чем для дыхания, и воздействие, значительно подавляющее фотосинтез, еще не будет оказывать влияния на дыхание. В связи с этим для растения имеет различное значение одинаковое, например 50%-е, подавление этих функций какимнибудь воздействием. Такое снижение интенсивности фотосинтеза, как правило, обратимо, его последствием может быть некоторое снижение продуктивности; 50%-е подавление дыхания, которое вызывает только более высокая температура, обычно необратимо и может свидетельствовать об угрозе самой жизни растения. Поэтому исследования фотосинтеза и дыхания для суждения об устойчивости растения к какому-либо фактору не исключают, а дополняют друг друга.

Из описания основных направлений изучения газообмена растений в связи с продукционным процессом видно, что используемые в них показатели удобны для сравнения растений по экологической характеристике их фотосинтеза и дыхания. Такие сравнения проводятся при работе как с культурными растениями, например при интродукции новых видов или при отборе сортов с определенными свойствами, так и с дикорастущими видами. Но если для культурных растений сравнение различных сортов и видов производится при решении ряда частных задач, не лежащих на магистральном пути развития теории фотосинтетической продуктивности и условий ее оптимизации, то для дикорастущих растений они играют ведущую роль в исследованиях их продукционного процесса. Действительно, весьма вероятно, что в результате эволюции в различной экологической и ценотической обстановке возникали типы растений, продуктивность которых складывается различными путями (Заленский, 1956а; Eckardt, 1974; Захарьянц, Алексеева, 1975; Горышина, 1975), т. е. при различном относительном значении в продукционном процессе основных факторов продуктивности — фотосинтеза, дыхания и роста — и при различной комбинации таких элементов, как листовая площадь, темп ее нарастания, характер расположения и форма листьев и т. д. Сопоставляя растения по особенностям и конечному результату продукционного процесса, можно встретить новые, еще не известные возможности управления продукционным процессом. Поиски таких возможностей, по-видимому, и составляют одну из главных задач изучения продукционного процесса дикорастущих растений. Для выполнения этой задачи необходимо дальнейшее развитие детальных эколого-физиологических исследований фотосинтеза, дыхания и роста различных растений в естественных условиях их обитания.

Собранные до сих пор сведения — еще только капля в море неведомого.

Действительно, эколого-физиологические исследования по фотосинтезу и дыханию растений в естественных условиях обитания выявили основные закономерности прямого действия главнейших внешних факторов на газообмен. Но эти исследования проведены лишь на небольшом числе видов растений и не охватывают разнообразия реакций растений различной экологической принадлежности. Еще очень плохо изучены длительное последействие повреждающих факторов и репарация различных повреждений (кроме лучевого). Хотя значение репараторных процессов для существования растений почти в любых местообитаниях подчеркивалось многими ботаниками, но ни степень развития этих процессов у разных растений, ни условия, их ускоряющие, ни самый ход их во времени еще практически не изучены. Сейчас можно без труда сосчитать работы, посвященные этому важнейшему свойству растений, в значительной мере обеспечивающему высокую надежность и прочность биологических систем.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. 1975. Клетки, макромолекулы и температура.

Базырина Е., В. Чесноков. 1934. Углеродный баланс как метод изучения воздушного питания растений. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 63, 1.

Бриллиант В. А., Г. С. Горбунова. 1955. Эколого-физиологическая направленность в изучении фотосинтеза и его продуктивности. Тр. ИФР АН СССР, 10.

Вознесенский В. Л. 1977. Фотосинтез пустынных растений.

Горышина Т. К. 1969. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. 1975. Экология травянистых растений лесостепной дубравы.

Заленский О. В. 1956. Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л. — 1956б. Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. Полевая геоботаника, 1. — 1977. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза.

Захарьянц И. Л., Л. Н. Алексеева. 1975. Эколого-физиологическое изучение фотосинтеза и дыхания как факторов продуктивности у многолетних растений Юго-Западного Кызылкума. В кн.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент.

Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Фазылова, Л. Н. Алексеева, Н. П. Ошанина. 1971. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума.

Иванов Л. А. 1941. Фотосинтез и урожай. В кн.: Сборник работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. М.—Л.

Кокин А. Я. 1926. О факторах, определяющих специфическую энергию накопления сухого вещества у зеленых растений. Изв. Глав. бот. сада, 25, 4.

Костычев С. П. 1937. Физиология растений, 1.

Малкина И. С. 1978. Фотосинтез в кроне взрослого дерева. Лесоведение, 1.

Малкина И. С., Ю. Л. Цельникер, А. М. Якшина. 1970. Фотосинтез и дыхание подроста.

Ничипорович А. А. 1952. Фотосинтез растений как фактор урожайности. Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — 1955. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. Тр. ИФР АН СССР, 10. — 1956. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. 15. Тимирязевские чтения. М. — 1966. Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — 1971. Крупное достижение биологической науки в повышении продуктивности растений. Экология, 1.

Nichiporovich A. A. (Ничипорович А. А.). 1975. The genetics of photosynthesis and rational means of breeding highly productive plants. In: Genetic aspects of photosynthesis.

Ничипорович А. А., Л. Е. Строгонова, С. Н. Чмора, М. П. Власова. 1961. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах.

Оканенко А. С. 1955. Фотосинтез и урожай (развитие работ по фотосинтезу в УССР). Тр. ИФР АН СССР, 10.

Росс Ю. К. 1972. Оценка некоторых факторов продуктивности растительного покрова на основании данных математического моделирования. В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.

Семихатова О. А. 1968. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. Бот. ж., 57, 8.

Тооминг Х. Г. 1977. Солнечная радиация и формирование урожая.

Чесноков В., Е. Базырина. 1932. Воздушное питание растений и урожай. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 61, 3—4.

Boysen-Jensen P. 1932. Die Stoffproduction der Pflanzen.
Caldwell M. M. (1974). Carbon balance and productivity of two cool desert communities dominanted by shrubs possessing C_3 and C_4 photosynthesis. In: Proc. First Intern. Congr. of Ecology.
Damisch W. 1974. Die photosynthese in der Kornfüllungsperiode und ihre Beziehung zum Stoffzuwachs bei Winterweizen. Photosynthetica 8, 4.
Eckardt F. E. 1974. Life form, survival strategy and CO_2-exchange. In: Proc. First Intern. Congr. of Ecology.
Huber B., H. Polster. 1955. Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stofferzeugung von Pappelklonen. Biol. Zbl., 74, 7—3.
Ioshida S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Pl. Physiol., 23.
Löhr E. 1975. Analyse der Stoffproduction in Bewachstungen von Gerste.
Lundegårdh H. 1924. Der Kreislauf der Kohlensaüre in der Natur.
Negisi K. 1966. Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Criptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokio Univ. Forests, 62.
Polster H. 1950. Die physiologischen Grundlage der Stofferzeugung im Walde.
Raven J. A. 1976. The quantitative role of «dark» respiratory processes in heterotrophic and photolithotrophic plant growth. Ann. Bot., 40, 166.
Schulze E. D. 1972. Die Wirkung von Licht und Temperature auf den CO_2-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. Oecologia (Berl.), 9, 2.
Watson D. J. 1952. The physiological basis of variation in yield. Adv. Agronomy, 4.
Wilson 1975. Variation in leaf respiration in relation to growth and photosynthesis of *Lolium*. Ann. Appl. Biol., 80.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IV 1978.

SUMMARY

In the article the main trends of photosynthetic and respiratory gas exchange studies performed to obtain knowledge about the productivity of plants are discussed.

УДК 581.49 (005)

Г. А. Денисова

КЛАССИФИКАЦИОННАЯ СХЕМА СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ ТЕРПЕНОИД-СОДЕРЖАЩИХ ВМЕСТИЛИЩ РАСТЕНИЙ

G. A. DENISSOVA. CLASSIFICATION SCHEME OF SPECIAL TERPENOID-CONTAINING CONCEPTACLES IN PLANTS

В результате обобщения литературных данных и исследований автора дается сводная классификационная схема терпеноидсодержащих секреторных образований, встречающихся в растительном мире. Основной единицей классификации, построенной дедуктивным методом, является форма изучаемых структур. Автором зафиксированы 22 формы, которые по общности их происхождения и морфологического строения объединены в четыре типа: вместилища с внутриклеточным накоплением секрета, схизогенные эндогенные вместилища, схизо-лизигенные вместилища, экзогенные железистые структуры.

Предлагаемая классификация показывает уровень таксонов терпеноидсодержащих вместилищ и может служить ключом для определения последних.

Классификацию растений А. Л. Тахтаджян (1966) определяет как логическую операцию, разделяющую все изучаемое множество растительных организмов по сходству и различию признаков на отдельные подмножества или группы, называемые таксонами. «Таксон есть группа реальных организмов, рассматриваемая как формальная единица на любом уровне иерархической классификации» (с. 34). За формальную единицу можно принять не только группу организмов, но и группу любых органов или тканей этих организмов. Поэтому все множество секреторных образований, встречающихся у растений, позволительно разбить по их функциональному признаку на отдельные подмножества, или группы. Например, можно выделить нектарники, гидатоды, солевые и пищеварительные железки, слизевые и танидосодержащие вместилища и т. д. Из них самой крупной, сложной и наиболее распространенной группой окажутся специализированные терпеноидсодержащие вместилища — одиночные клетки или клеточные комплексы, синтезирующие вещества терпеноидной природы. Данные секреторные структуры и являются объектом нашего исследования.

К настоящему времени в мировой литературе накоплено большое количество фактического материала, касающегося морфологии секреторных образований, в том числе и некоторые крупные сводки, в которых наряду с описанием морфологических и анатомических структур других систем растений приведены данные, порой многочисленные, по строению секреторных систем. Среди множества работ, посвященных полностью или частично изучению секреторных образований тех или иных растений, обращают на себя внимание фундаментальные сводки Х. Чирха (Tschirch, 1900), Х. Солередера (Solereder, 1908), К. Меткафа и Л. Чока (Metcalfe, Chalk, 1950), И. Киссера (Kisser, 1958), Э. Шнепфа (Schnepf, 1969), К. Напп-Цинна (Napp-Zinn, 1973) и др. Известно более 30 классификаций разнообразных групп секреторных структур, основанных главным образом на морфологии последних.

Однако сводной классификации, охватывающей многообразие существующих в природе форм терпеноидсодержащих вместилищ, в литературе нет. Изучение литературных источников заставляет также предположить, что более или менее четкие морфологические ряды по данному признаку еще не выявлены, поэтому необходимость морфогенетической классификации терпеноидсодержащих вместилищ представляется очевидной.

Мы поставили своей задачей привести в систему всю массу фактических сведений, разбросанных по разным литературным источникам, которые оказались для нас доступны (более 1000 наименований), а также результаты собственных исследований.

Ранее (Денисова, 1975) нами был опубликован первый вариант классификационной схемы терпеноидсодержащих вместилищ. В этой работе мы пытались доказать, что: а) основой и прародительницей всех специализированных терпеноидсодержащих вместилищ является неспециализированная паренхимная клетка, б) внутри каждого типа секреторных образований можно выявить их морфолого-эволюционные ряды.

В последующие годы на основании привлечения новых материалов, а также пересмотра и переосмысления старых данная схема была существенно расширена и дополнена. Настоящая классификационная схема изучаемых секреторных структур построена несколько по-иному. Основное внимание здесь обращено на выявление ступенчатой соподчиненности терпеноидсодержащих вместилищ и компоновку отдельных их форм в родственные группы. Главным критерием объединения в те или иные соподчиненные группы вместилищ является, во-первых, общность их происхождения и, во-вторых, степень морфологической дифференциации данного секреторного образования.

Анализ литературы показывает, что используемая в настоящее время терминология для обозначения различных секреторных образований далека от совершенства. Однако ввиду того, что термины изменяют в редких случаях, мы придерживались общепринятой терминологии и лишь иногда вводили свои обозначения.

Основной единицей предлагаемой классификации является форма терпеноидсодержащих вместилищ. Она должна быть относительно стабильной. Формы сходного происхождения объединяются в типы (схема, см. вклейку).

Все терпеноидсодержащие вместилища мы прежде всего разделяем на две большие группы: эндогенные вместилища, возникшие из внутренних тканей растения, и экзогенные железистые структуры. Первая группа значительно более полиморфна, чем вторая. Она может быть разделена на три хорошо различающихся между собой типа: I тип — вместилища только с внутриклеточным накоплением секрета — и еще два типа, близкие между собой, объединенные в одну подгруппу и характеризующиеся образованием межклеточных резервуаров, т. е. наряду с внутриклеточным также и внеклеточным накоплением секрета.

Внутри I типа отчетливо выделяются две группы форм; одноклеточные структуры, куда входят идиобласты и нечленистые млечники, а также группа многоклеточных структур с двумя формами — группа идиобластов и членистые млечники. Все перечисленные формы секреторных образований широко распространены в природе, достаточно хорошо известны и многократно описаны. Из работ последних лет следует упомянуть обзоры К. Меткафа (Metcalfe, 1967), К. Эсау (1969) и К. Напп-Цинна (Napp-Zinn, 1973), где даются характеристика идиобластов и млечников, а также их классификация.

Несмотря на то что терпеноидсодержащие идиобласты и нечленистые млечники сходны по своей морфологии и между теми и другими в природе можно найти непрерывный ряд переходов, мы вслед за упомянутыми авторами считаем возможным трактовать эти структуры как самостоятельные формы. Степень же разветвленности нечленистых млечников мы относим к признакам субформы, поскольку эти признаки весьма нестабильны.

Одним из примеров типичных неразветвленных млечников могут служить млечники надземной части *Cannabis sativa* L., а разветвленных — млечники видов рода *Euphorbia* (Schaffstein, 1932; Эсау, 1969; и др.).

В форме «членистые млечники» выделяются две отчетливые субформы — млечники анастомозирующие, которых большинство (примером могут служить млечники корней видов рода *Taraxacum*), и неанастомозирующие. К последней субформе принадлежат как млечники с поперечными перфорированными перегородками, например у видов рода *Allium*, так и без перегородок — у видов рода *Convolvulus* (Metcalfe, 1967; Эсау, 1969).

К подгруппе типов вместилищ с внеклеточным накоплением секрета относится тип II — схизогенные вместилища и тип III — схизо-лизигенные вместилища. Схизогенные вместилища представлены двумя группами форм: вместилища с обкладочными клетками и без них. К первой группе принадлежат две формы — эндогенные каналы (ходы) и полости. Те и другие секреторные структуры, близкие между собой по происхождению, развитию и строению, широко распространены в растительном мире; они встречаются у многих представителей хвойных, зонтичных, сложноцветных и других семейств.

Длина схизогенных эндогенных каналов во много раз превосходит их поперечник; часто они анастомозируют между собой, образуя в теле растения густую сеть. Однако степень анастомозности каналов у различных особей одного и того же вида может в значительной степени колебаться, поэтому данный признак является, по нашему мнению, признаком субформы. В качестве примера можно привести анастомозирующие секреторные каналы плода и корня *Archangelica decurrens* Ledeb. (Денисова, 1961, 1968, и др.). Неанастомозирующие схизогенные каналы хорошо выражены, например, в черешке листа *Cotinus coggygria* Scop. (Яблокова, Якимов, 1949, и др.).

Полости схизогенного происхождения представляют собою сравнительно короткие замкнутые мешки, нередко вздутые из-за обилия секрета. Они могут быть несептированными, как это зафиксировано, к примеру, для мезокарпа плода *Hippomarathrum microcarpum* (M. B.) B. Fedtsch. (Денисова, Керимов, 1966), или септированными, что хорошо заметно в плоде *Seseli campestre* Bess. (Денисова, Флоря, 1970). Полости последней субформы по строению близки к неанастомозирующим каналам — между ними можно построить непрерывный ряд переходов.

Термин «схизогенный», или «шизогенный», мы понимаем несколько шире, чем это принято большинством авторов. Поскольку «schizo» означает «раскалываться», «раздвигаться», «распадаться», мы считаем возможным отнести к типу II и так называемые межклеточные железки на том основании, что данные секреторные структуры локализуются в межклетниках паренхимных клеток. В связи с тем, что «межклеточные железки» являются своеобразными структурами, далекими морфологически от схизогенных каналов и полостей, в нашей схеме они выделены в отдельную группу форм — «вместилища без обкладочных клеток». Эти терпеноидсодержащие образования редки в природе. В частности, они образуются у *Pogostemon patchouli* Dalz. et Gibs., вдаваясь в межклетники мезофилла листа или паренхимных клеток коры корня. Эти секреторные образования дифференцируются как настоящие железистые волоски с с одноклеточной головкой и двух-трехклеточной ножкой, прикрепленной к стенке паренхимной клетки (Kisser, 1958, и др.). У папоротников подобные же «железки» состоят из единственной клетки (Widen et al., 1976, и др.).

В III типе скомпонованы формы секреторных систем, имеющих схизолизигенное происхождение. Структуры, образующиеся постоянно, представлены открытыми и закрытыми вместилищами, а также эмергенцами с эндогенной секреторной полостью. Как было показано ранее на примере вместилищ прицветного листа видов рода *Dictamnus* (Денисова, 1976), все три перечисленные формы близки между собой, являясь у тех или иных растений генетически закрепленными модификациями, однотипными

по происхождению. Открытые и закрытые схизо-лизигенные образования почти идентичны, исключая наличие или отсутствие у них выводной щели. У железистых эмергенцев, принадлежащих к III типу, схизо-лизигенезу подвергаются только внутренние ткани, как и у первых двух форм, а эпидерма остается и ненарушенной, и нежелезистой. Подобные структуры характерны, например, для надземных органов *Dictamnus gymnostylis* Stev. (Денисова, Беленовская, 1972).

Схизо-лизигенные травматические вместилища, принадлежащие, по нашей классификации, к другой группе форм III типа, образуются совершенно по-иному. Так, у *Styrax benzoin* Dryand, дающего так называемую бензойную смолу, в неповрежденном стволе никаких вместилищ секрета не имеется. При травмах же в месте повреждений происходит схизолизигенное преобразование тканей. Целые комплексы клеток коры и древесины постепенно деградируют, растворяются с одновременным образованием смолы и ряда других сопутствующих веществ. Такую же картину можно наблюдать в коре ствола *Liquidambar orientalis* Mill. (Kisser, 1958) и некоторых других растений.

Тип IV — экзогенные железистые структуры, по нашему мнению, находится в ранге группы типов как противопоставление группе типов, рассмотренной нами выше. Этот тип может быть разделен на два самостоятельных подтипа: 1 — железистая эпидерма и ее производные и 2 — железистые трихомы.

Подтип 1 представлен двумя группами форм: железистая эпидерма и производные железистой эпидермы.

Самой простой формой секреторных эпидермальных образований является эпидермальный идиобласт — одиночная эпидермальная клетка, заполненная секретом. Такие идиобласты обычны, например, в эпидерме лепестков и корней *Asarum europaeum* L. (Суслова, Шарыгина, 1968).

Железистая поверхность состоит из большой группы секреторных эпидермальных клеток. Они, как правило, сильно вытянуты по отношению к поверхности органа и отличаются от соседних эпидермальных клеток своей величиной, а также тонкими стенками. Хорошим примером этой формы вместилищ являются гигантские, видимые невооруженным глазом секреторные образования на листочках обертки у некоторых видов рода *Cirsium*. По нашим данным, поперечные разрезы описываемых секреторных структур у *Cirsium palustre* (L.) Scop. выглядят как компактное образование из очень крупных таблитчатых эпидермальных клеток, имеющих общую кутикулу, которая приподнимается под напором большого количества терпеноидсодержащего секрета, выделяемого этими клетками.

Эмергенцы с железистой эпидермой хорошо показаны А. Е. Васильевым и М. А. Плиско (1974) на молодых побегах *Betula verrucosa* Ehrh. Эпидермальные железистые клетки данного секреторного образования приподняты над органом растения мощным многоклеточным образованием из нежелезистой паренхимы. Подобные же структуры можно наблюдать на почечных чешуйках у видов *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus*, в пазухах листьев у *Allamanda cathartica* L. и др. У этих растений железистыми часто является не только эпидерма «железок» (или «ворсинок», как их иногда называют), но также и соседние клетки эпидермы, образующие вместе с «ворсинками» обширную железистую поверхность (Metcalfe, Chalk, 1950; Kisser, 1958; Васильев, 1977).

К группе форм — производные железистой эпидермы — может быть отнесена эпидермальная полость завязи и перикарпа плода *Decaisnea fargesii* Franch. (сем. *Lardizabalaceae*). У этого кустарника, распространенного в Восточных Гималаях и Западном Китае, крупные латексные полости образуются вследствие лизиса больших групп эпидермальных клеток. Их онтогенез впервые описал Х. Цхенг-Хай (Zheng-Hai, 1963).

Несколько по-иному устроены вместилища, названные нами «погруженные железки с межклеточным накоплением секрета». Так, на пластинке развивающегося листа представителей рода *Psoralea* (Metcalfe, Chalk,

1950) обнаруживаются компактные группы таблитчатых секреторных эпидермальных клеток, которые с возрастом листа несколько видоизменяются, а секрет, выделенный ими, собирается в углублении листа между их стенками.

Подтип 2 — «железистые трихомы» — может быть разделен на четыре группы форм. Наиболее примитивной из всех является одноклеточный трихом. Это железистое образование следует рассматривать как переходную форму связывающую оба подтипа, поскольку одноклеточный трихом можно также трактовать как производное эпидермального идиобласта. Эти секреторные образования обычны, например, для цветоносной части стебля *Ruta graveolens* L. (Андон, Денисова, 1974).

Две группы форм — трихомы с длинной однорядной ножкой (железистые волоски) и сидячие железки — чрезвычайно широко распространены в природе. В той и другой группах выделены формы с одноклеточной и многоклеточной головкой. Подобные железистые образования особенно характерны для представителей порядков *Rutales*, *Geraniales*, *Lamiales*, *Asterales* и др. Все четыре формы этих групп близки между собой; кроме типичных крайних форм, в растительном мире встречаются промежуточные, о чем будет сказано ниже.

Несколько в стороне от других форм стоит форма «трихомы с многорядной ножкой из двух или многих рядов клеток». У данных структур головка всегда многоклеточная; она или чрезвычайно велика, или по ширине почти не превосходит ножку. По признаку наличия настоящих секреторных образований Ш. Карлквист (Carlquist, 1958) в сем. *Asteraceae* выделил подсем. *Madiinae*, представители которого несут на своих органах гигантские многоклеточные трихомы. У одних растений (виды рода *Madia*, *Hemizonia* и др.) гигантские трихомы с многорядной ножкой возникают в онтогенезе из единственной эпидермальной клетки, у других (виды рода *Calycadenia*, *Holocarpa* и др.) в основание массивной многорядной ножки входят не только эпидермальные клетки, но также и клетки субэпидермального слоя паренхимной ткани. Однако верхняя, железистая часть трихома всегда эпидермального происхождения.

Все формы железистых трихомов (кроме одноклеточного) чрезвычайно полиморфны. Внутри каждой из них по признаку количества клеток ножки и головки можно выделить большое число субформ. У многих растений данный признак в определенных пределах широко варьирует. Наличие на одном и том же органе растения железистых волосков различной длины — общеизвестное явление. Собственно, этот факт зафиксирован всюду, где железистое опушение настолько густое, что трихомы как бы «мешают» друг другу. В этом случае ножка трихома может оставаться одноклеточной или иметь 2—10 клеток, расположенных в длину. Такая картина наблюдается, например, на вегетативных и генеративных органах *Salvia sclarea* L. (Шевченко, Денисова, 1970, 1971, и др.). С другой стороны, у ряда растений имеет место не увеличение числа клеток ножки, а разная степень удлинения ее единственной клетки, которая у одних трихомов может быть совсем короткой, а у других (на той же особи) — более или менее длинной. Однако клетка ножки сидячих железок, как правило, не удлиняется.

Достаточно лабильным оказывается также признак клеток головки. Из инициальных клеток на одном и том же органе растения могут возникать железистые трихомы и с одноклеточной, и с двухклеточной головкой; или с двух- и четырехклеточной головкой; или с четырех-восьми-шестнадцати-тридцатидвухклеточной головкой. Указанное явление особенно характерно для представителей порядка *Lamiales*. Мы полагаем, что все три упомянутые ряда изменчивости числа клеток головки трихомов можно считать группами субформ. Какая из этих групп субформ формируется у того или иного растения, зависит от генетического кода, заложенного в нем. Другими словами, имеет значение не только наличие определенного числа клеток ножки и головки секреторного трихома, но также потенциальная возможность изменения их количества в определен-

ных пределах. Любая субформа всех пяти перечисленных форм экзогенных железистых образований, по нашему мнению, представляет собой комплекс из множества однотипных секреторных структур, обладающих одинаковым числом клеток ножки и головки, но иногда различающихся между собой по внешнему виду.

В связи с высокой полиморфностью форм экзогенных железистых образований показать в предлагаемой схеме все их субформы, зафиксированные многочисленными исследователями, не представляется возможным; поэтому в настоящей работе мы ограничиваемся лишь констатацией факта, считая, что достаточно хорошее представление о разнообразии секреторных трихомов дают фундаментальные сводки Меткафа и Чока (Metcalfe, Chalk, 1950) и Напп-Цинна (Napp-Zinn, 1973). Однако, разумеется, упомянутые авторы продемонстрировали лишь небольшую долю возможных вариантов данных структур, встречающихся в природе.

Таким образом, несмотря на необозримое разнообразие в растительном мире субформ терпеноидсодержащих вместилищ, число их форм, по нашей классификации, сравнительно невелико — 22, а типа всего 4. Конечно, как замечает А. Л. Тахтаджян (1964), чем обширнее и разнообразнее имеющийся материал, тем труднее сопоставление и согласование результатов. Безусловно, мы не смогли учесть абсолютно все встречающиеся в природе формы изучаемых секреторных структур. Одни из них, вероятно, еще не описаны или просто не обнаружены нами в литературе, а для других (впрочем, очень немногих терпеноидсодержащих вместилищ) мы не нашли еще места в нашей системе и они пока остаются за ее рамками. Мы предполагаем, что субформ терпеноидсодержащих вместилищ и впредь может быть открыто великое множество. Однако новых форм, по-видимому, будет обнаружено немного, а типов данных секреторных образований, вероятно, так и останется 4; если бы в природе существовали, кроме этих, другие типы, они были бы науке известны.

Многие ученые (Козо-Полянский, 1922; Вага, 1960; Тахтаджян, 1964, 1966, и др.), рассматривая вопросы о ранге покрытосемянных и и о таксономическом критерии типа, пришли к заключению, что типы в растительном царстве как высшие единицы таксономии отражают важнейшие, переломные моменты филогенеза растений. Признаки, являющиеся следствием такого перелома, и будут отличительными признаками типа.

Мы полагаем, что с некоторыми ограничениями можно допустить подобную же трактовку для характеристики типов терпеноидсодержащих вместилищ. Так, экзогенные железистые трихомы, относимые нами к IV типу, характерны для двудольных, господство которых на Земле знаменовало собой яркий переломный момент в истории развития растений. Этот тезис ранее в той или иной форме высказывался неоднократно. Например, К. Спорн (Sporne, 1949), рассматривая наиболее важные признаки двудольных, которые являются определяющими для этой группы растений, считает наличие у них железистых образований признаком прогрессивным.

Естественной классификацией принято называть распределение объектов по группам на основании их существенных признаков: чем таких признаков больше, тем данная классификация обладает большей степенью «естественности» и тем ярче она раскрывает взаимосвязь соподчиненных групп объектов внутри определенного множества. А. А. Ниценко (1966) отмечает, что естественной можно признать лишь такую классификацию, если существенные признаки объектов, по которым проводится разделение на группы, являются диагностическими и если они скоррелированы со многими другими особенностями объекта.

Мы полагаем, что предлагаемая классификация терпеноидсодержащих вместилищ достаточно информативна. Она показывает уровень таксонов секреторных образований и может служить ключом для определения последних. По-видимому, данная классификация является естественной,

так как здесь в один таксон попадают секреторные образования, обладающие сходством по нескольким существенным признакам.

Однако эта классификация ни в коей мере не может считаться филогенетической, так как она основана на конвергентном сходстве секреторных систем, имеющихся у растений, которые часто принадлежат к далеким друг от друга филам.

Как известно, приспособления к одним и тем же условиям внешней среды бывают чрезвычайно разнообразны, поэтому пестрота форм секреторных образований у некоторых растений может трактоваться как «избыточность разнообразия» признаков (по терминологии А. Л. Тахтаджяна, 1965), обеспечивающая оптимальное существование вида в данной среде обитания.

Таким образом, у одного и того же растения могут иметься терпеноидсодержащие вместилища, принадлежащие не только к разным формам, но и к различным типам. Это вторая причина, почему предлагаемая классификационная схема изучаемых секреторных структур, построенная на основании морфологических признаков последних, не является филогенетической.

Поскольку схема охватывает подавляющее большинство известных в природе форм терпеноидсодержащих вместилищ и сравнительно легко читается, мы думаем, что пользоваться ею при определении тех или иных форм данных секреторных образований будет просто и удобно. Кроме того, нам кажется, что эта схема поможет унифицировать описание морфологического строения любых терпеноидсодержащих вместилищ большинства растений и упорядочить их терминологию.

ЛИТЕРАТУРА

Андон Т. М., Г. А. Денисова. **1974.** Локализация кумариновых соединений в секреторных вместилищах *Ruta graveolens* L. Растит. ресурсы, X, 4.

Вага А. **1960.** О разделении высших растений на типы. Уч. зап. Тартус. гос. унив. Тр. по бот., 4, 93.

Васильев А. Е. **1977.** Функциональная морфология секреторных клеток растений.

Васильев А. Е., М. А. Плиско. **1974.** Ультраструктура железок *Betula verrucosa* Ehrh. Растит. ресурсы, X, 2.

Денисова Г. А. **1961.** Развитие плода у *Archangelica decurrens* Ledeb. Бот. ж., 46, 12. — **1968.** Материалы по анатомии подземных органов дягиля низбегающего. Тр. БИН АН СССР, V, 15. — **1975.** Опыт классификации терпеноидсодержащих вместилищ растений. Бот. ж., 60, 12. — **1976.** Сравнительное изучение секреторных вместилищ видов рода *Dictamnus* L. флоры СССР. Растит. ресурсы, XII, 1.

Денисова Г. А., Л. М. Беленовская. **1972.** Локализация кумариновых соединений в секреторных вместилищах надземных органов *Dictamnus gymnostylis* Stev. Тр. БИН АН СССР, V, 16.

Денисова Г. А., С. Ш. Керимов. **1966.** Локализация кумариновых соединений в тканях плода и корня *Hippomarathrum microcarpum* B. Fedtsch. Растит. ресурсы, II, 2.

Денисова Г. А., В. Н. Флоря. **1970.** Локализация кумариновых соединений в различных органах и тканях *Seseli campestre* Bess. Растит. ресурсы, VI, 3.

Козо-Полянский Б. М. **1922.** Введение в филогенетическую систематику высших растений.

Ниценко А. А. **1966.** О критериях выделения растительных ассоциаций. Бот. ж., 51, 8.

Суслова Т. А., И. С. Шарыгина. **1968.** К изучению локализации и содержания эфирного масла у *Asarum europaeum* L. Растит. ресурсы, IV, 2.

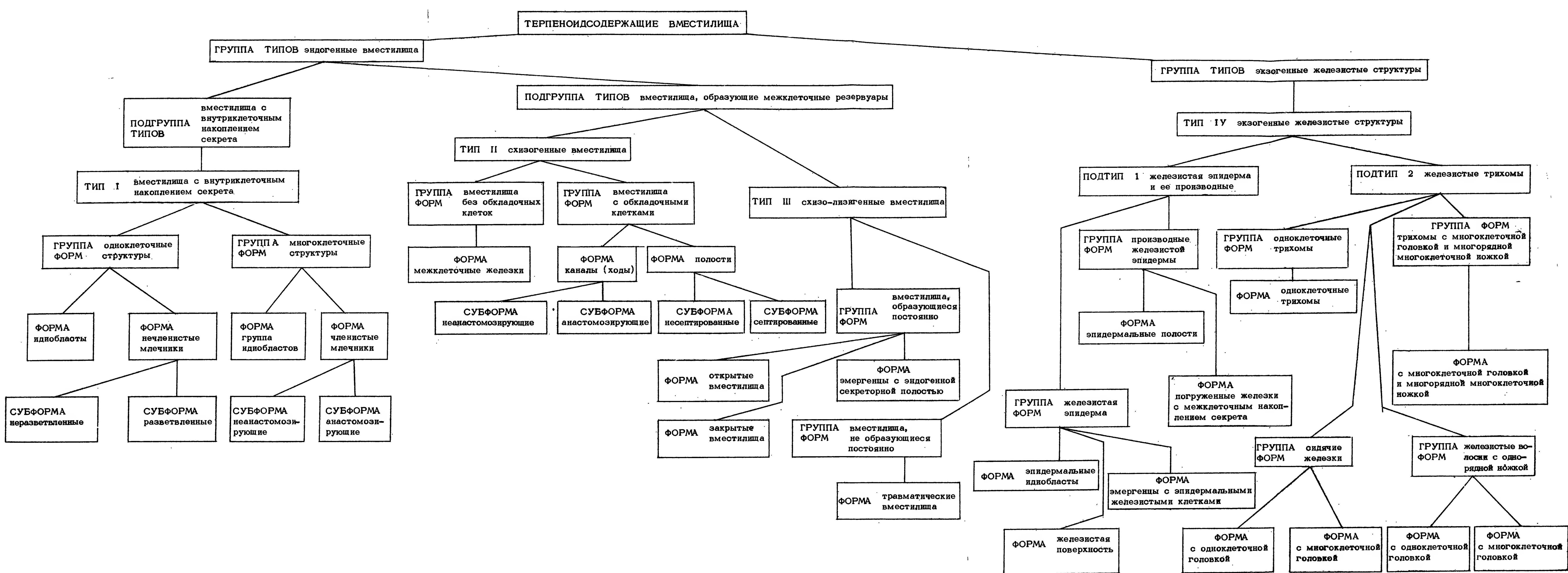
Тахтаджян А. Л. **1964.** Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — **1965.** Насущные задачи систематики высших растений. Проблемы современной ботаники, 1. — **1966.** Система и филогения цветковых растений.

Шевченко С. В., Г. А. Денисова. **1970.** Данные по морфологии и анатомии шалфея мускатного. Растит. ресурсы, VI, 4. — **1971.** Развитие железистых образований листа *Salvia sclarea* L. Растит. ресурсы, VII, 2.

Эсау К. **1969.** Анатомия растений.

Яблокова В. А., П. А. Якимов. **1949.** Анатомическое и микрохимическое исследование скумпии. Бот. ж., 34, 6.

Carlquist S. **1958.** Structure and ontogeny of glandular trichomes of *Madiinae* (*Compositae*). Amer. J. Bot., 45, 9.



ТЕРПЕНОИДСОДЕРЖАЩИЕ ВМЕСТИЛИЩА
ГРУППА ТИПОВ эндогенные вместилища
ГРУППА ТИПОВ экзогенные железистые структуры
ПОДГРУППА ТИПОВ вместилища с внутриклеточным накоплением секрета
ПОДГРУППА ТИПОВ вместилища, образующие межклеточные резервуары
ТИП IУ экзогенные железистые структуры
ТИП I вместилища с внутриклеточным накоплением секрета
ТИП II схизогенные вместилища
ТИП III схизо-лизигенные вместилища
ПОДТИП 1 железистая эпидерма и ее производные
ПОДТИП 2 железистые трихомы
ГРУППА ФОРМ одноклеточные структуры
ГРУППА ФОРМ многоклеточные структуры
ГРУППА ФОРМ вместилища без обкладочных клеток
ГРУППА ФОРМ вместилища с обкладочными клетками
ГРУППА ФОРМ производные железистой эпидермы
ГРУППА ФОРМ одноклеточные трихомы
ГРУППА ФОРМ трихомы с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой
ФОРМА межклеточные железки
ФОРМА каналы (ходы)
ФОРМА полости
ФОРМА одноклеточные трихомы
ФОРМА идиобласты
ФОРМА нечленистые млечники
ФОРМА группа идиобластов
ФОРМА членистые млечники
СУБФОРМА неанастомозирующие
СУБФОРМА анастомозирующие
СУБФОРМА несептированные
СУБФОРМА септированные
ГРУППА ФОРМ вместилища, образующиеся постоянно
ФОРМА эпидермальные полости
СУБФОРМА неразветвленные
СУБФОРМА разветвленные
СУБФОРМА неанастомозирующие
СУБФОРМА анастомозирующие
ФОРМА открытые вместилища
ФОРМА эмергенцы с эндогенной секреторной полостью
ФОРМА с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой
ФОРМА погруженные железки с межклеточным накоплением секрета
ГРУППА ФОРМ железистая эпидерма
ФОРМА закрытые вместилища
ГРУППА ФОРМ вместилища, не образующиеся постоянно
ГРУППА ФОРМ сидячие железки
ГРУППА ФОРМ железистые волоски с однорядной ножкой
ФОРМА эпидермальные идиобласты
ФОРМА эмергенцы с эпидермальными железистыми клетками
ФОРМА травматические вместилища
ФОРМА железистая поверхность
ФОРМА с одноклеточной головкой
ФОРМА с многоклеточной головкой
ФОРМА с одноклеточной головкой
ФОРМА с многоклеточной головкой

Зак.812

Kisser J. G. 1958. Die Ausscheidung von ätherischen Ölen und Harzen. Handbuch der Pflanzenphysiol., X.
Metcalfe C. R. 1967. Distribution of latex in the plant kingdom. Econom. Bot., 21, 2.
Metcalfe C. R., D. Chalk. 1950. Anatomy of the dicotyledons, 1—2.
Napp-Zinn K. 1973. Anatomie des Blattes. Handbuch Pflanzenanat., XVI, 2.
Schaffstein G. 1932. Untersuchungen an ungegliederten Milchröhren. Beihefte, Bot. Zblt., 49, 1.
Schnepf E. 1969. Secretion und Excretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia, VIII, 8.
Solereder H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons, 1, 2.
Sporne K. 1949. A new approach to the problem of the primitive flower. New Phytologist, 48.
Tschirch A. 1900. Die Harze und Harzbehälter.
Widen C. J., J. Sarvela, K. Iwatsuki. 1976. Chemotaxonomic studies on Arachnoiodes (*Dryopteridaceae*). Bot. Mag. Tokyo, 89, 1016.
Zheng-Hai H. 1963. Studies on the structure and the ontogeny of *Decaisnea fargesii* Franch. Acta Bot. Sinica, 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 V 1978.

SUMMARY

As a result of literature data summerising and the autor's investigations, there is given a summary scheme of terpenoid-containing secretary conceptacles which are found in the vegetable kingdom. The main unit of the classification is a form of the structures on study. The author fixed 22 forms, which are united in 4 types, on base of their origin and morphological structure: conceptacles with intracellular accumulations of secrete, schisogenous endogenous conceptacles, schiso-lysogenous conceptacles, exogenous glandular structures.

Given classification displays the standard of terpenoid-containing conceptacles taxa and can be the key for their definition.

УДК 581.9(282.6) (282.273.3)

В. В. Петровский, Т. М. Королева

К ФЛОРЕ ДЕЛЬТЫ РЕКИ КОЛЫМЫ

V. V. PETROVSKY, T. M. KOROLEVA. ON THE FLORA OF KOLYMA RIVER DELTA

Приводятся списки сосудистых растений для двух пунктов в дельте р. Колымы. Различия двух соседних конкретных флор на стыке двух провинций Арктической флористической области рассматриваются в связи с геоморфологическими особенностями исследованной территории. Обсуждается зависимость состава флор от рельефа.

В ходе планомерных ботанико-географических исследований, проводимых группой Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) на северо-востоке СССР, авторы посетили несколько пунктов в низовьях р. Колымы, где в ряде случаев им удалось довольно полно выявить местную флору сосудистых растений. В частности, была тщательно изучена флора окрестностей пос. Походск, расположенного на левобережье р. Колымы в западной части ее дельты (эта флора ниже будет именоваться флорой Л), и флора окрестностей пос. Петушки — населенного пункта на правом берегу самой восточной протоки дельты — Каменной Колымы (эта флора ниже именуется флорой П). Участки конкретных флор представляют собой две смежные территории, расположенные на одной широте и находящиеся в более или менее сходной климатической обстановке. Важным отличием этих двух территорий является их геоморфологическое строение, с которым тесно связаны и другие существенные отличия: состав почвообразующих пород, поясное расчленение растительного покрова и пр. Нам представилось интересным провести детальное сравнение двух изученных флор. Левобережье р. Колымы в окрестностях пос. Походск представляет собой низменную аллювиальную равнину с множеством озер, проток и обширными участками, периодически затапливаемыми весенними паводками. Правобережье р. Колымы в окрестностях пос. Петушки — холмисто-увалистая территория, окаймляющая северо-западные отроги Северо-Анюйского хребта, где отдельные вершины поднимаются на 400—500 м над ур. м. (гора Егоркин Камень). К этой территории в прирусловой части Каменной Колымы местами примыкают равнинные участки древних и более молодых речных террас. Таким образом, изучавшийся район правобережья по своему рельефу гораздо сложнее, чем левобережье в окрестностях пос. Походск.

Исследованная нами территория располагается в полосе, испытывающей климатическое влияние Восточно-Сибирского моря. Если в течение длительной зимы, продолжающейся здесь более 7 месяцев, местный климат определяется господством азиатского антициклона, то погодные условия сравнительно короткого вегетационного периода в очень большой степени зависят от вторжения холодных воздушных масс с севера — со стороны моря. Именно поэтому здесь летом пасмурная погода, туманы и моросящие осадки наблюдаются гораздо чаще, чем на территориях, расположенных южнее, но несколько реже, чем на побережье. Климат района характеризуется показателями, промежуточными между приво-

димыми ниже для ближайших метеостанций — Нижние Кресты (Черский) и Амбарчик.[1]

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Ср. годовая
Средняя месячная и годовая температура воздуха, в °С													
Н. Кресты	−34.2	−31.8	−25.6	−13.9	−2.4	10.1	12.3	8.6	2.4	−9.8	−23.3	−31.4	−11.6
Амбарчик	−31.6	−30.4	−25.9	−17.0	−6.3	4.4	6.3	4.5	0.9	−9.8	−21.4	−28.2	−12.9
Среднее месячное и годовое количество осадков, в мм													
Н. Кресты	15	8	9	6	5	15	25	25	12	23	15	11	169
Амбарчик	7	7	7	6	5	20	34	31	17	26	18	8	186

	Н. Кресты	Амбарчик
Абсолютный минимум температуры воздуха, в °С	−55	−54
Максимальная температура воздуха, в °С	32	29
Число дней со снежным покровом	231	239
Продолжительность безморозного периода, в днях	81	менее 30

Территория обеих флор находится в полосе контакта лесной и тундровой растительности с той существенной разницей, что в окрестностях Походска отмечаются лишь отдельные деревья лиственницы, тогда как в окрестностях Петушков лиственница на значительных площадях образует редколесные сообщества и редины, непосредственно граничащие с тундровыми группировками.

До последнего времени сведения о флоре дельты р. Колымы оставались весьма скудными. В ботанической литературе первое упоминание о растениях этого района относится к 1877 г., когда Э. Р. Траутфеттер опубликовал результаты изучения коллекции растений, собранных в долине р. Колымы Ф. М. Августиновичем (Trautvetter, 1877). В. А. Петров (1930) неоднократно цитирует растения, собранные в 1905 г. в дельте р. Колымы И. Шульгой — участником Колымской экспедиции С. А. Бутурлина. И. Шульга доставил небольшую, но очень интересную коллекцию, хранящуюся ныне в Гербарии БИН. Мы имели возможность просмотреть гербарные сборы Е. Р. Труфановой и других сотрудников Походского стационара Института биологии Якутского филиала СО АН СССР. Эти сборы учтены при составлении списка флоры.

Проведенная авторами в 1973—1975 гг. инвентаризация сосудистых растений выявила в составе флоры Л 198, а во флоре П 295 видов. Ниже приводятся количественные соотношения разных географических элементов в обеих рассматриваемых флорах (табл. 1), а также общий список видов с указанием для каждого из них принадлежности к определенной широтно-географической и долготной группе.[2] Нами рассчитаны меры сходства K_1 (Л, П) и включения K_0 (П; Л) и K_0 (Л; П) для флор в целом и для основных географических групп. Эти показатели вычислялись по методике, предложенной Б. И. Семкиным (1977).

$$K_1(\text{Л, П}) = \frac{c}{a+b-c} \cdot 100\%; \quad K_0(\text{П; Л}) = \frac{c}{a} \cdot 100\%; \quad K_0(\text{Л; П}) = \frac{c}{b} \cdot 100\%,$$

где a — число видов во флоре Л; b — число видов во флоре П; c — число видов, общих для обеих флор. Для слабопредставленных в обеих флорах географических групп сходство и степень включения не определялись.

Уже простое сопоставление числа видов и видового состава двух сравниваемых флор выявляет их значительное различие. Почти половину флоры П составляют виды, характерные для районов с горным рельефом и, как правило, отсутствующие на равнинных территориях. Вторую ее

[1] Все данные приводятся по «Прикладному климатологическому справочнику Северо-Востока СССР». Магадан, 1960.

[2] Принятая нами система географических элементов разработана коллективом флористов лаборатории Крайнего Севера БИН.

ТАБЛИЦА 1

Сравнение конкретных флор поселков Походск (флора Л) и Петушки (флора П) в дельте р. Колымы

Группа видов	Сокращенное название группы	Флора Л		Флора П		Число видов, общих для обеих флор	Число видов, специфичных для флор		Мера сходства по видовому составу отдельных групп (%)	Мера включения флоры Л во флору П по видовому составу отдельных групп (%)	Мера включения флоры П во флору Л по видовому составу отдельных групп (%)	Общее число в двух флорах
		число видов	% от всей флоры	число видов	% от всей флоры		Л	П				
Долготные группы												
Циркумполярная (включает и почти циркумполярные виды)	Ц и пЦ	103	52.3	117	39.8	79	24	38	55	76	67	141
Евразиатская	Е	7	3.6	11	3.7	6	1	5	38	71	45	12
Евразиатско-западноамериканская	Е-ЗА	14	7.1	22	7.5	13	1	9	44	79	50	23
Евразиатско-восточноамериканская	Е-ВА	1	0.5	2	0.7	1	—	1	—	—	—	2
Евразиатско-американская	Е-А	3	1.5	6	2.0	3	—	3	50	100	50	6
Сибирская	С	6	3.0	10	3.4	3	3	7	23	50	30	13
Американо-сибирская	А-С	10	5.1	12	4.1	8	2	4	57	80	67	14
Западноамерикано-сибирская	ЗА-С	10	5.1	19	6.5	8	2	11	38	80	42	21
Восточносибирская	ВС	14	7.1	36	12.2	10	4	26	22	64	25	40
Американо-восточносибирская	А-ВС	13	6.6	14	4.8	8	5	6	35	54	50	19
Западноамерикано-восточносибирская	ЗА-ВС	13	6.6	30	10.2	11	2	19	34	78	37	32
Чукотская	Ч	2	1.0	8	2.7	2	—	6	—	—	—	8
Американо-чукотская	А-Ч	—	—	1	0.3	—	—	1	—	—	—	1
Западноамерикано-чукотская	ЗА-Ч	1	0.5	4	1.4	—	1	4	—	—	—	5
Чукотско-американо-европейская	Ч-А-Ев	—	—	2	0.7	—	—	2	—	—	—	2
Все группы (флоры в целом)		197	100	294	100	152	45	142	44	76	51	339 *
Широтные группы												
Арктическая	А	15	7.1	24	7.8	12	3	12	42	79	48	27
Арктоальпийская	А-АЛ	38	19.3	79	26.9	29	9	50	33	76	37	88
Гипоарктическая	ГА	33	16.8	33	11.6	23	10	10	52	70	67	43
Гипоаркто-монтанная	ГА-М	32	16.8	52	17.7	29	3	23	52	88	56	55
Арктобореальная	А-Б	9	4.5	11	3.7	8	1	3	75	89	73	12
Арктобореально-монтанная	А-Б-М	29	14.7	40	13.6	27	2	13	64	93	67	42
Бореальная	Б	41	20.8	55	18.7	24	17	31	32	56	42	72
Все группы (флоры в целом)		197	100	294	100	152	45	142	44	76	51	339 *

* Учтены также подвиды и разновидности, включенные в список, но в подсчеты не включены два неидентифицированных вида.

ТАБЛИЦА 2

Список видов флоры окрестностей поселков Походск и Петушки

№ п/п	Вид	Походск	Петушки	Долготные группы	Широтные группы
1	*Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.	—	+	пЦ	ГА-М
2	*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.	—	+	Ц	»
3	*Dryopteris fragrans* (L.) Schott	—	+	пЦ	»
4	*Equisetum arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Rupr.	+	+	Ц	ГА
5	*E. limosum* L.	+	+	пЦ	Б
6	*E. scirpoides* Michx.	+	+	»	А-Б
7	*E. variegatum* Schleich.	+	+	Ц	ГА-М
8	*Lycopodium selago* L. ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm.	+	+	»	А-АЛ
9	*Selaginella sibirica* (Milde) Hier.	—	+	ЗА-ВС	А-Б-М
10	*Larix cajanderi* Mayr	+	+	ВС	Б
11	*Pinus pumila* (Pall.) Regel	—	+	»	»
12	*Juniperus sibirica* Burgsd.	—	+	пЦ	ГА-М
13	*Sparganium hyperboreum* Laest.	+	+	Ц	ГА
14	*S. minimum* Hill	—	+	пЦ	Б
15	*Potamogeton alpinus* Balb. ssp. *tenuifolius* (Raf.) Hult.	+	—	А-ВС	ГА
16	*P. filiformis* Pers.	+	—	Ц	Б
17	*P. friesii* Rupr.	+	—	пЦ	ГА
18	*P. pectinatus* L.	—	+	»	Б
19	*P. perfoliatus* L.	+	—	Ц	»
20	*P. praelongus* Wulf.	+	—	пЦ	ГА
21	*P. pusillus* L.	—	+	Ц	Б
22	*P. subretusus* Hagstr.	+	—	ВС	ГА
23	*Triglochin maritimum* L.	+	—	пЦ	А-АЛ
24	*Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult.	+	+	Ц	А-АЛ
25	*H. odorata* (L.) Wahl.	+	—	»	Б
26	*H. pauciflora* R. Br.	—	+	А-С	А
27	*Alopecurus alpinus* Sm. var. *borealis* (Trin.) Griseb.	+	+	Ц	А-АЛ
28	*A. glaucus* Less.	+	+	ЗА-С	ГА-М
29	*Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal.	+	+	»	»
30	*Agrostis anadyrensis* Socz.	+	+	ВС	»
31	*A. gigantea* Roth	+	—	пЦ	Б
32	*Calamagrostis angustifolia* Kom.	+	—	ВС	»
33	*C. holmii* Lange	+	+	ЗА-С	А-АЛ
34	*C. langsdorffii* (Link) Trin.	+	+	пЦ	А-Б
35	*C. lapponica* (Wahlb.) Hartm.	—	+	»	ГА-М
36	*C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb.	+	—	Ц	Б
37	*C. purpurascens* R. Br.	—	+	А-ВС	ГА
38	*Deschampsia obensis* Roshev.	+	+	Е	»
39	*D. sukatschewii* (Popl.) Roshev.	+	+	ЗА-ВС	ГА-М
40	*Trisetum molle* (Michx.) Kunth ssp. *alascanum* (Nash.) Rebr.	—	+	»	»
41	*T. sibiricum* Rupr. ssp. *litorale* (Rupr.) Roshev.	—	+	Е-ЗА	А-АЛ
42	*T. spicatum* (L.) Richt.	+	+	Ц	»
43	*Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern.	+	+	пЦ	Б
44	*Koeleria asiatica* Domin	+	—	ЗА-С	А-АЛ
45	*Poa alpigena* (Fries) Lindm.	+	+	Ц	ГА-М
45а	*P. alpigena* var. *colpodea* (Th. Fr.) Scholand.	+	+	»	А
46	*P. arctica* R. Br.	+	+	»	А-АЛ
47	*P. glauca* Vahl	+	+	»	ГА-М
48	*P. pratensis* L.	+	+	»	Б
49	*Dupontia fischeri* R. Br.	+	+	пЦ	А
50	*Arctophila fulva* (Trin.) Anders.	+	+	пЦ	ГА
51	*Puccinellia borealis* Swall.	+	—	ЗА-ВС	А
52	*Festuca altaica* Trrin.	+	+	»	ГА-М
53	*F. brachyphylla* Schult.	+	+	Ц	А-АЛ
54	*F. rubra* L.	+	+	»	А-Б-М
55	*Bromus pumpellianus* Scribn.	—	+	А-С	»

№ п/п	Вид	Походск	Петушки	Долготные группы	Широтные группы
56	*Elytrigia jacutorum* (Nevski) Nevski	—	+	ВС	Б
57	*Roegneria borealis* (Turcz.) Nevski	—	+	Ц	ГА-М
58	*R. macroura* (Turcz.) Nevski	+	+	ЗА-С	Б
59	*R. villosa* V. Vassil.	+	+	ВС	А
60	*Roegneria* sp.	+	—	—	—
61	*Hordeum jubatum* L.	+	+	пЦ	ГА
62	*Eriophorum angustifolium* Honck.	+	+	»	А-Б
63	*E. callitrix* Cham. et Mey.	—	+	А-С	А-АЛ
64	*E. gracile* Koch	+	—	пЦ	Б
65	*E. medium* Anders.	—	+	»	ГА
66	*E. russeolum* Fries	+	+	»	»
67	*E. scheuchzeri* Hoppe	+	+	Ц	А-АЛ
68	*E. triste* (Th. Fr.) A. Löve et Hadač	—	+	»	А
69	*E. vaginatum* L.	+	+	пЦ	А-Б-М
70	*Carex amblyorhyncha* V. Krecz.	—	+	»	А-АЛ
71	*C. appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük.	+	+	ВС	Б
72	*C. capitata* L.	+	—	пЦ	А-Б-М
73	*C. chordorrhiza* Ehrh.	+	+	»	А-Б
74	*C. duriuscula* C. A. Mey.	—	+	ЗА-С	Б
75	*C. eleusinoides* Turcz.	—	+	ЗА-ВС	ГА-М
76	*C. fuscidula* V. Krecz.	—	+	А-С	»
77	*C. holostoma* Drej.	—	+	Ч-А-Ев	А-АЛ
78	*C. lapponica* O. F. Lang	—	+	Е-ЗА	ГА-М
79	*C. melanocarpa* Cham.	—	+	С	ГА-М
80	*C. lugens* Holm	+	+	ЗА-ВС	ГА
81	*C. minuta* Franch.	+	—	С	Б
82	*C. misandra* R. Br.	—	+	Ц	А-АЛ
83	*C. obtusata* Liljebl.	—	+	Е-ЗА	Б
84	*C. podocarpa* R. Br.	—	+	ЗА-ВС	ГА-М
85	*C. rariflora* (Mahl.) Smith	+	—	Ц	А-АЛ
86	*C. rostrata* Stokes	+	—	»	Б
87	*C. rotundata* Wahl.	+	+	Е-А	ГА-М
88	*C. rupestris* Bell. ex All.	—	+	Ц	А-АЛ
89	*C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	А-С	ГА-М
90	*C. scirpoidea* Michx.	—	+	Ч-А-Ев	А
91	*C. soczavaeana* Gorodk.	+	+	Ч	»
92	*C. stans* Drej.	+	+	Ц	А-АЛ
93	*C. supina* Wahlb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	+	—	А-ВС	ГА
94	*C. tripartita* All.	+	+	Ц	А-АЛ
95	*C. vaginata* Tausch.	+	+	пЦ	ГА-М
96	*C. williamsii* Britt.	+	—	А-С	А-АЛ
97	*Lemna trisulca* L.	+	—	пЦ	Б
98	*Juncus arcticus* Willd.	+	—	»	ГА-М
99	*J. biglumis* L.	—	+	Ц	А-АЛ
100	*J. brachyspathus* Maxim.	—	+	С	Б
101	*J. castaneus* Smith	+	+	Ц	ГА-М
102	*J. leucochlamys* Zing. var. *borealis* Tolm.	—	+	ЗА-ВС	ГА
103	*J. triglumis* L.	—	+	Ц	А-АЛ
104	*Luzula confusa* Lindb.	+	+	»	»
105	*L. multiflora* (Retz.) Lej. ssp. *kjellmanniana* (Miy. et Kudo) Tolm.	—	+	ЗА-ВС	А-Б-М
105а	*L. multiflora* ssp. *sibirica* V. Krecz.	+	—	С	А-АЛ
106	*L. nivalis* Laest.	—	+	Ц	А-АЛ
107	*L. rufescens* Fisch.	+	+	ЗА-С	А-Б-М
108	*L. tundricola* Gorodk.	—	+	»	А
109	*L. wahlenbergii* Rupr.	+	—	Ц	А-АЛ
110	*Zygadenus sibiricus* (L.) A. Gray	—	+	ВС	Б
111	*Veratrum oxysepalum* Turcz.	+	+	ЗА-ВС	А-Б
112	*Allium schoenoprasum* L.	—	+	пЦ	А-Б-М
113	*A. strictum* Schrad.	—	+	С	»
114	*Lloydia serotina* (L.) Reichb.	—	+	ЗА-С	А-АЛ
115	*Smilacina trifolia* (L.) Desf.	+	—	ВС	Б
116	*Iris setosa* Pall.	—	+	»	»
117	*Salix alaxensis* Cov.	+	+	А-ВС	ГА-М
118	*S. bebbiana* Sarg.	—	+	Е-А	Б
119	*S. boganidensis* Trautv.	+	+	ВС	ГА

№ п/п	Вид	Походск	Петушки	Долготные группы	Широтные группы
120	*S. glauca* L.	+	+	Ц	ГА-М
121	*S. fuscescens* Anders.	+	+	А-ВС	А-Б-М
122	*S. hastata* L.	+	+	Е-ЗА	»
123	*S. krylovii* E. Wolf	—	+	ВС	ГА-М
124	*S. myrtilloides* L.	+	+	Е	Б
125	*S. lanata* L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skv.	+	—	А-ВС	ГА
126	*S. pulchra* Cham. var. *anadyrensis* (Flod.) A. Skv.	+	+	ВС	»
126a	*S. pulchra* var. *pulchra* Cham.	+	+	ЗА-С	»
127	*S. reticulata* L.	—	+	пЦ	А-АЛ
128	*S. saxatilis* Turcz.	—	+	ВС	ГА-М
129	*S. schwerinii* E. Wolf	—	+	»	Б
130	*S. sphenophylla* A. Skv.	+	+	ЗА-ВС	А-АЛ
131	*S. udensis* Trautv. et Mey.	+	+	ВС	Б
132	*Betula exilis* Sukacz.	+	+	А-ВС	А-Б-М
133	*B. middendorffii* Trautv. et Mey.	—	+	ВС	»
134	*Alnus fruticosa* Rupr.	+	+	Е-ЗА	»
135	*Oxyria digyna* (L.) Hill	—	+	Ц	А-АЛ
136	*Rumex aquaticus* L. ssp. *protractus* Rech	+	+	Е	Б
137	*R. arcticus* Trautv.	+	+	Е-ЗА	ГА
138	*R. sibiricus* Hult.	+	+	ЗА-ВС	»
139	*Polygonum bistorta* L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky	—	+	»	А-АЛ
140	*P. humifusum* Pall.	+	+	Е-ЗА	ГА
141	*P. laxmannii* Lepech.	—	+	С	А-Б
142	*P. tripterocarpum* A. Gray	+	+	ВС	ГА
143	*P. viviparum* L.	+	+	Ц	А-Б-М
144	*Chenopodium album* L.	+	+	»	Б
145	*Monolepis asiatica* Fisch. et Mey.	+	+	ВС	ГА
146	*Claytonia acutifolia* Pall.	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
147	*Stellaria ciliatosepala* Trautv.	+	+	А-С	ГА
148	*S. crassifolia* Ehrh.	+	+	пЦ	А-Б-М
149	*S. dahurica* Willd.	—	+	ВС	Б
150	*S. edwardsii* R. Br.	+	+	Ц	А
151	*S. laeta* Richards.	+	—	А-ВС	»
152	*S. longipes* Goldie s. str.	+	—	А-С	А-Б
153	*S. monantha* Hult.	+	—	А-ВС	А-АЛ
154	*S. peduncularis* Bunge	+	+	Е	А-Б-М
155	*S. stricta* Richards.	—	+	ЗА-ВС	ГА
156	*Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht.	+	+	А-С	»
157	*C. jenissejense* Hult.	+	+	Е-ЗА	А-Б-М
158	*C. maximum* L.	+	+	ЗА-С	А-Б
159	*Minuartia biflora* (L.) Schinz. et Thell.	—	+	Ц	А-АЛ
160	*M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf.	—	+	ЗА-С	»
161	*M. obtusiloba* (Rydb.) Hause	—	+	ЗА-Ч	А
162	*M. rubela* (Wahlenb.) Hiern.	+	+	Ц	А-АЛ
163	*M. verna* (L.) Hiern.	—	+	Е	ГА-М
164	*Arenaria tschuktschorum* Regel	—	+	Ч	ГА
165	*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl	+	+	пЦ	А-Б-М
166	*Merckia physodes* (DC.) Fisch.	+	+	ЗА-ВС	ГА
167	*Silene repens* Patr.	—	+	Е-ЗА	А-Б-М
168	*Lychnis sibirica* L. ssp. *samojedorum* Sambuk	+	—	С	ГА
169	*Gastrolychnis affinis* (Vahl) Tolm. et Kozh.	+	+	Ц	А-АЛ
170	*G. apetala* (L.) Tolm. et Kozh.	+	+	»	»
171	*G. ostenfeldii* (A. E. Porsild) Petrovsky	+	—	ЗА-Ч	ГА
172	*Caltha arctica* R. Br.	+	+	пЦ	А
173	*C. palustris* L.	+	—	Ц	Б
174	*Delphinium cheilanthum* Fisch.	—	+	ВС	Б
175	*D. chamissonis* Pritz.	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
176	*Aconitum delphinifolium* DC.	—	+	»	»
177	*Anemone richardsonii* Hook.	—	+	А-ВС	ГА
178	*A. sibirica* L.	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
179	*A. sylvestris* L. ssp. *ochotensis* (Fisch.) Petrovsky	—	+	ВС	Б
180	*Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng.	—	+	»	ГА-М

№ п/п	Вид	Походск	Петушки	Долготные группы	Широтные группы
181	*P. nuttalliana* (DC.) Bercht. et Presl ssp. *multifida* (Pritz.) Aichele et Schwegl.	—	+	ЗА-С	А-Б-М
182	*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch ssp. *lutulentum* (Perr. et Song.) Janch.	+	+	Ц	А-АЛ
183	*Ranunculus affinis* R. Br.	—	+	»	»
184	*R. gmelinii* DC.	+	+	Е-А	А-Б
185	*R. hyperboreus* Rottb.	—	+	Ц	А
186	*R. lapponicus* L.	+	+	пЦ	А-Б
187	*R. monophyllus* Ovcz.	—	+	Е-ВА	Б
188	*R. nivalis* L.	—	+	Ц	А-АЛ
189	*R. pallasii* Schlecht.	+	—	»	А
190	*R. repens* L.	+	+	Ц	Б
191	*R. reptans* L.	+	+	»	»
192	*R. sulphureus* Soland.	—	+	»	А-АЛ
193	*R. turneri* Greene ssp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm.	+	+	ЗА-ВС	А
194	*Thalictrum alpinum* L.	—	+	пЦ	А-АЛ
195	*Papaver anjuicum* Tolm.	—	+	Ч	А
196	*P. microcarpum* DC.	—	+	ВС	ГА-М
197	*Corydalis arctica* M. Pop.	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
198	*C. sibirica* (L. f.) Pers.	—	+	ВС	Б
199	*Eutrema edwardsii* R. Br.	+	+	Ц	А-АЛ
200	*Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch.	+	—	ВС	ГА
201	*Descurainia sophioides* (Fisch.) O. E. Schulz	+	+	ЗА-С	»
202	*Erysimum cheiranthoides* L.	—	+	пЦ	Б
203	*E. hieraciifolium* L.	—	+	Е	»
204	*E. pallasii* (Pursh) Fern.	—	+	пЦ	ГА-М
205	*Barbarea orthoceras* Ledeb.	+	+	А-ВС	Б
206	*Rorippa barbareifolia* (DC.) Kitagawa	—	+	ЗА-ВС	»
207	*R. palustris* (L.) Besser	+	+	Е-ЗА	»
208	*Cardamine bellidifolia* L.	—	+	Ц	А-АЛ
209	*C. pratensis* L.	+	+	»	ГА
210	*Parrya nudicaulis* (L.) Regel	+	+	Е-ЗА	А-АЛ
211	*Draba arctogena* Ekman	—	+	А-Ч	А
212	*D. cinerea* Adams	+	+	пЦ	ГА-М
213	*D. fladnizensis* Wulf.	—	+	»	А-АЛ
214	*D. hirta* L.	+	+	Ц	ГА-М
215	*D. nivalis* Liljebl.	—	+	пЦ	А-АЛ
216	*D. parvisiliquosa* Tolm.	+	+	ВС	»
217	*D. pseudopilosa* Pohle	—	+	ЗА-ВС	А
218	*Sedum kamtschaticum* Fisch.	—	+	ВС	Б
219	*S. purpureum* (L.) Schult.	—	+	Е	»
220	*Saxifraga bronchialis* L. ssp. *funstonii* (Small.) Hult.	—	+	ЗА-Ч	А-АЛ
221	*S. cernua* L.	+	+	Ц	»
222	*S. exilis* Steph.	+	+	ЗА-ВС	А
223	*S. foliolosa* R. Br.	+	—	Ц	А-АЛ
224	*S. hieracifolia* Waldst. et Kit.	+	+	пЦ	»
225	*S. hirculus* L.	+	—	Ц	А-Б-М
226	*S. nelsoniana* D. Don	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
227	*S. nivalis* L.	+	+	Ц	»
228	*S. rivularis* L. s. l.	—	+	»	А
229	*Chrysosplenium tetrandrum* (Lund.) Th. Fries	+	+	Ц	ГА-М
230	*Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht.	+	+	А-ВС	А
231	*Ribes triste* Pall.	+	+	»	А-Б-М
232	*Rubus arcticus* L.	+	+	Е-ЗА	»
233	*R. chamaemorus* L.	+	+	Ц	»
234	*R. sachalinensis* Levl.	—	+	С	Б
235	*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.	—	+	пЦ	А-Б-М
236	*Comarum palustre* L.	+	+	Ц	»
237	*Potentilla anachoretica* Soják	—	+	Ч	А
238	*P. hookeriana* Lehm.	+	+	ЗА-ВС	А-Б-М
239	*P. nivea* L.	—	+	Ц	ГА-М
240	*P. stipularis* L.	+	+	С	»
241	*P. tundrarum* Juz.	—	+	ВС	ГА
242	*P. uniflora* Ledeb.	—	+	А-ВС	А-АЛ

№ п/п	Вид	По-ходск	Пе-тушки	Долготные группы	Широтные группы
243	*Dryas punctata* Juz.	—	+	Е-ЗА	»
244	*Sanguisorba officinalis* L.	—	+	пЦ	А-Б
245	*Rosa acicularis* Lindl.	+	+	»	А-Б-М
246	*Astragalus alpinus* L.	+	+	»	А-АЛ
247	*A. kolymensis* Jurtzev	—	+	Ч	ГА
248	*A. schelichovii* Turcz.	—	+	ВС	А-Б
249	*Oxytropis mertensiana* Turcz.	—	+	ЗА-С	А-АЛ
250	*O. ochotensis* Bunge	+	+	Ч	ГА
251	*O. tschuktschorum* Jurtzev	—	+	»	А-АЛ
252	*Hedysarum obscurum* L.	+	+	Е-ЗА	»
253	*Lathyrus pilosus* Cham.	+	+	А-С	Б
254	*Vicia macrantha* (Turcz.) Jurtzev	—	+	ВС	ГА-М
255	*Empetrum nigrum* L.	+	—	Ц	»
256	*E. hermaphroditum* (Lange) Hagerup	+	+	»	»
257	*Viola repens* Turcz.	—	+	А-ВС	А-Б-М
258	*Epilobium davuricum* Fisch.	+	+	Ц	ГА-М
259	*E. palustre* L.	+	+	»	Б
260	*Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop.	+	+	»	А-Б-М
261	*C. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange	+	+	пЦ	ГА-М
262	*Myriophyllum spicatum* L.	+	+	Ц	Б
263	*Hippuris vulgaris* L.	+	+	»	А-Б-М
264	*Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk.	—	+	ЗА-ВС	»
265	*Cicuta virosa* L.	+	+	Е	Б
266	*Pyrola grandiflora* Rad.	+	—	пЦ	ГА
267	*P. incarnata* Fisch.	—	+	»	Б
268	*Ramischia obtusata* (Turcz.) Freyn	+	+	А-С	А-В-М
269	*Ledum decumbens* (Ait.) Small	+	+	»	ГА-М
270	*Cassiope tetragona* (L.) D. Don	—	+	пЦ	А-АЛ
271	*Andromeda polifolia* L.	+	+	»	А-Б-М
272	*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench	+	+	»	Б
273	*Arctous alpina* (L.) Niedzenzu	+	+	Ц	ГА-М
274	*A. erythrocarpa* Small	—	+	А-ВС	»
275	*Vaccinium uliginosum* L. ssp. *microphyllum* (Lange)	+	+	Ц	»
276	*V. vitis-idaea* L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	пЦ	»
277	*Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai	+	+	ЗА-ВС	А-АЛ
278	*Androsace bungeana* Schischk. et Bobr.	—	+	ЗА-С	»
279	*A. filiformis* Retz.	+	+	Е-ЗА	Б
280	*A. septentrionalis* L.	+	+	пЦ	А-Б-М
281	*Armeria arctica* (Cham.) Wallr.	+	—	ЗА-ВС	А-АЛ
282	*Gentiana acuta* Michx.	—	+	А-ВС	Б
283	*G. barbata* Froel.	—	+	ЗА-С	»
284	*G. tenella* Rottb.	—	+	пЦ	А-АЛ
285	*Menyanthes trifoliata* L.	+	—	»	Б
286	*Polemonium acutiflorum* Willd.	+	+	Е-ЗА	ГА-М
287	*P. boreale* Adams	+	—	пЦ	»
288	*Myosotis asiatica* Schischk. et Serg.	—	+	Е-ЗА	»
289	*Lappula echinata* Gilib.	—	+	Ц	Б
290	*Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge	—	+	Е	А-АЛ
291	*Dracocephalum palmatum* Steph.	—	+	ВС	ГА
292	*Thymus oxydontus* Klok.	—	+	Ч	»
293	*Veronica incana* L.	—	+	ВС	Б
294	*Pedicularis amoena* Adams	—	+	С	А-АЛ
295	*P. adamsii* Hult.	—	+	ВС	»
296	*P. labradorica* Wirs.	+	+	А-С	А-Б-М
297	*P. langsdorffii* Fisch.	+	+	А-ВС	А-АЛ
298	*P. lapponica* L.	+	+	Ц	ГА-М
299	*P. oederi* Vahl	—	+	Е-ЗА	А-АЛ
300	*P. sceptrum-carolinum* L.	+	+	Е	Б
301	*P. sudetica* Willd. s. l.	+	+	Е-А	А
302	*P. verticillata* L.	+	—	Е-ЗА	А-АЛ
303	*Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	+	—	ЗА-С	ГА-М
304	*Utricularia intermedia* Hayne	+	—	Ц	Б
305	*U. vulgaris* L.	+	—	пЦ	
306	*Galium boreale* L.	+	+	»	А-Б-М
307	*G. verum* L.	+	+	Е-ВА	»
308	*G. trifidum* L.	—	+	Е-А	Б

№ п/п	Вид	Походск	Петушки	Долготные группы	Широтные группы
309	*Linnaea borealis* L.	—	+	Е-ЗА	А-Б-М
310	*Adoxa moschatellina* L.	+	+	пЦ	Б
311	*Valeriana capitata* Pall.	+	+	Е-ЗА	ГА-М
312	*Campanula langsdorffiana* Fisch.	+	—	Е	Б
313	*Aster sibiricus* L.	—	+	Е-ЗА	А-Б-М
314	*Erigeron elongatus* Ledeb.	+	+	пЦ	ГА-М
315	*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.	—	+	Е	Б
316	*A. friesiana* (Trautv.) Ekman	+	+	А-ВС	А-АЛ
317	*Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed.	+	+	Ц	А
318	*Tanacetum boreale* Fisch.	+	+	пЦ	Б
319	*Artemisia arctica* Less.	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
320	*A. dracunculus* L.	—	+	Е-А	Б
321	*A. furcata* M. Bieb.	—	+	ЗА-ВС	А-АЛ
322	*A. kruhsiana* Bess.	—	+	ВС	ГА
323	*A. tilesii* Ledeb.	+	+	А-С	А-АЛ
324	*Nardosmia frigida* (L.) Hook.	+	+	Е-ЗА	А-Б-М
325	*N. glacialis* Ledeb.	—	+	ВС	А-АЛ
326	*N. gmelinii* (Turcz.) DC.	—	+	»	ГА-М
327	*Arnica frigida* Mey. ex Iljin	—	+	ЗА-Ч	А-АЛ
328	*A. ijlinii* (Maquire) Iljin	+	+	С	ГА
329	*Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch.	—	+	ЗА-С	А-АЛ
330	*S. congestus* (R. Br.) DC.	+	+	пЦ	ГА
331	*S. frigidus* (Richards.) Less.	—	+	ЗА-Ч	А-АЛ
332	*S. resedifolius* Less.	—	+	ЗА-С	»
333	*S. tundricola* Tolm.	—	+	»	»
334	*Saussurea tilesii* Ledeb.	—	+	ВС	»
335	*Lactuca sibirica* (L.) Benth.	+	+	С	Б
336	*Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC.	+	+	Ц	А-АЛ
337	*T. sibiricum* Dahlst.	—	+	ВС	А
338	*Taraxacum* sp.	—	+	—	—
339	*Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz.	—	+	С	А-АЛ

половину составляют виды равнинные, в большинстве своем широко расселившиеся в арктических и субарктических районах. В то же время во флоре Л абсолютно преобладают равнинные виды. Примерно 25% флоры Л составляют виды, отсутствующие на правобережье. Это большей частью таксоны, тяготеющие к аллювиально-болотным экотопам. Именно присутствие большой группы монтанных видов во флоре П и целой серии аллювиально-болотных видов во флоре Л составляют основное отличие сравниваемых флор.

Примечательно, что при столь заметной неодинаковости этих соседних флор многие аналитические показатели у них имеют большое сходство. Количественный анализ дает сходную картину распределения видов по широтно-географическим группам в обеих флорах, что вполне естественно для флор смежных территорий, расположенных на одной широте (табл. 1). Более высокий процент гипоарктических и бореальных видов во флоре Л определяется господством на ее территории дренированных и заболоченных аллювиальных экотопов, в которых доминирование бореальных и и гипоарктических флористических комплексов является вполне закономерным. Как видно из табл. 1, суммарный процент бореальных и гипоарктических видов во флоре П ниже, чем во флоре Л, хотя общее число бореальных и гипоарктических видов во флоре П немного больше, чем во флоре Л. Объясняется это прежде всего более высокой насыщенностью флоры П арктоальпийскими и арктическими видами. Совершенно естественно, что в полосе контакта лесной и тундровой флор гористый рельеф обеспечивает определенные преимущества видам этих двух групп.

При анализе видового состава широтных групп сразу обнаруживается, что различия двух сравниваемых флор определяются прежде всего различием господствующих форм рельефа, причем относительное богатство флоры П объясняется большим, чем на левобережье, разнообразием типов

местообитаний, и в частности, наличием на правобережье элементов горного рельефа: щебнистых вершин, террас, склоновых осыпей, скал-останцов, шлейфов гор и других и соответствующим разнообразием почвенно-грунтовых условий. Во флоре П отмечается значительно больший процент арктоальпийских видов, в большинстве своем генетически и экологически связанных с горными районами. Большая часть этих таксонов обычно отсутствует на равнинных территориях, и соответственно мы не находим на левобережье таких обычных во флоре П видов, как *Eriophorum callitrix*, *Juncus triglumis*, *Lloydia serotina*, *Minuartia biflora*, *M. macrocarpa*, *Thalictrum alpinum*, *Corydalis arctica*, *Saxifraga funstonii*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis mertensiana*, *Cassiope tetragona*, *Androsace bungeana*, *Gentiana tenella*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis amoena*, *P. adamsii*, *Artemisia furcata*, *Nardosmia glacialis*, *Arnica frigida*, *Senecio frigidus*, *S. resedifolius*, *Saussurea tilessii*, *Crepis chysantha* и др.

В группе арктических видов общими для обеих флор в основном являются широко распространенные на равнинных тундровых пространствах таксоны вроде *Dupontia fischeri*, *Caltha arctica*, *Poa alpigena* var. *colpodea* и др. — очень обычные на аллювиях дельты и неизменно встречающиеся на равнинных участках правобережья. Наряду с этим на правобережье отмечена целая серия арктических видов, как правило, тяготеющих к горным местообитаниям и крайне редко обнаруживаемых на арктических равнинах. Сюда относятся *Carex scirpoidea*, *Luzula tundricola*, *Papaver anjuicum*, *Draba pseudopilosa*, *Potentilla anachoretica*, *Taraxacum sibiricum*. Перечисленные выше арктические и арктоальпийские виды флоры П вместе с большой группой монтанных видов образуют специфическое ядро, придающее своеобразный облик этой флоре и заметно отличающее флору П от флоры Л.

Общее соотношение равнинных и горных элементов во флоре П дает основание отнести эту флору к типу р а в н и н н о - г о р н ы х, в то время как флора Л бесспорно является р а в н и н н о й, а в более узком смысле — даже а л л ю в и а л ь н о - р а в н и н н о й, поскольку в ней широко представлен комплекс пойменно-аллювиальных видов, но отсутствуют многие таксоны, обычные на более возвышенных участках Колымской низменности.

При весьма значительных количественных различиях общее соотношение широтно-географических элементов в каждой из сравниваемых флор не оставляет сомнения в том, что обе флоры относятся к типу г и п о а р к т и ч е с к и х флор (Толмачев, 1941). Характерным признаком флор этого типа в нашем случае является максимально высокий процент гипоарктических элементов и примерно равная доля бореальных и арктических видов. Та значительная роль, которую гипоарктические виды играют в сложении растительного покрова сравниваемых территорий левобережья и правобережья, со всей очевидностью иллюстрирует ведущее положение этой широтной группы в растительном мире изучавшегося района. Такие гипоарктические виды, как *Equisetum arvense* var. *borealis*, *Arctophila fulva*, *Carex lugens*, *Salix boganidensis*, *S. pulchra* ssp. *anadyrensis*, *Polygonum tripterocarpum* и другие, очень часто доминируют в растительных группировках. Не менее заметную роль в сложении растительного покрова играют так называемые арктобореальные виды, само название которых свидетельствует о характере их широтного распространения. Эти виды также находят оптимальные условия жизни на данной территории и весьма обильны на многих экотопах. К числу наиболее важных в ландшафтном отношении арктобореальных видов относятся *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Carex chordorrhiza*, *Salix fuscescens*, *S. hastata*, *Betula exilis*, *Alnus fruticosa*. В обеих флорах отмечается приблизительно равное количество гипоарктических видов, причем и число видов этой группы, специфичных для каждой из флор, почти одинаково. На левобережье отсутствуют такие обычные для горного правобережья растения, как *Dracocephalum palmatum*, *Astragalus kolymensis*, *Thymus oxyodonthus*, *Juncus leucochlamys*, *Calamagrostis purpurascens*, тогда как на правобережье

не встречаются озерные гигрофиты *Potamogeton filiformis*, *P. perfoliatus* и шельфовые реликты вроде *Gastrolychnis ostenfeldii*.

В то же время во флоре П оказывается гораздо больше гипоарктомонтанных видов, и в их числе такие характерные, как *Woodsia ilvensis*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragans*, *Erysimum pallasii*, *Potentilla nivea*, *Carex podocarpa*, *Salix krylovii*, *S. saxatilis*, *Papaver microcarpum*, *Nardosmia gmelinii*. Тем не менее процент гипоаркто-монтанных видов во флоре П почти такой же, как и во флоре Л, что объясняется значительной разницей общей численности видов в каждой из сравниваемых флор.

В группах арктобореально-монтанных и бореальных видов флора П оказывается богаче опять-таки за счет наличия горных видов: *Selaginella sibirica*, *Pinus pumila*, *Elytrigia jacutorum*, *Allium strictum*, *Pulsatilla multifida*, *Cnidium chidifolium*, *Betula middendorffii* и др.

Таким образом, сравнение состава широтно-географических групп в двух анализируемых флорах показывает, что сравнительное богатство флоры П объясняется прежде всего не увеличением числа видов в какой-либо одной (или нескольких) из широтных групп, что могло бы свидетельствовать об определяющей роли климатических факторов. Почти равное количество равнинных гипоарктических и арктобореальных видов в обеих флорах и в то же время значительное превышение во флоре П числа видов во всех остальных группах (и прежде всего — в арктоальпийской и в двух монтанных) отчетливо указывает на роль орографического фактора в формировании флористических комплексов. Показательно, что во флоре П и арктическая, и бореальная группы оказались более многочисленными (по сравнению с аналогичными группами флоры Л) также за счет видов с горной экологией. В целом же, как уже указывалось выше, горно-долинный рельеф при прочих равных условиях обеспечивает некоторое преимущество арктическим и арктоальпийским видам.

Анализ сравниваемых флор по численности и составу долготных групп выявляет ряд заметных отличий. Прежде всего обращает на себя внимание значительное преобладание во флоре Л циркумполярных видов, составляющих более половины всей флоры. 78 циркумполярных видов являются общими для обеих флор. И если 25 циркумполярных видов, специфичных для флоры Л, представляют собой группу гигро- и гидрофильных растений (среди них *Potamogeton* sp. sp., *Triglochin maritimum*, *Carex rariflora*, *C. rostrata*, *Luzula wahlenbergii*, *Ranunculus pallasii*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia* sp. sp. и др.), то 39 циркумполярных видов, специфичных для флоры П, — в основном горные растения. Наиболее характерные из них: *Woodsia ilvensis*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragans*, *Carex misandra*, *C. rupestris*, *Juncus triglumis*, *Salix reticulata*, *Thalictrum alpinum*, *Draba nivalis*, *Potentilla nivea*, *Cassiope tetragona*, *Gentiana tenella*. По сравнению с флорой Л во флоре П циркумполярные виды составляют менее значительную долю, тогда как процент восточносибирских и западноамерикано-восточносибирских видов оказывается весьма высоким. И абсолютное большинство в двух последних группах на правобережье составляют виды, формирование которых скорее всего было связано с горными системами северо-востока Азии и северо-запада Америки. Во многих случаях именно горная природа этих видов обусловила их широкое распространение восточнее р. Колымы и в то же время, по-видимому, ограничивала фронтальное расселение на запад от низовий р. Колымы. Косвенным подтверждением этого предположения могут служить ареалы целого ряда видов, отсутствующих на низменно-равнинных территориях Колымской и Яно-Индигирской низменностей, но довольно обычных значительно западнее — в горных районах северной Якутии, на Таймыре и в северной части Средне-Сибирского плато. Такие виды, как *Selaginella sibirica*, *Carex eleusinoides*, *C. podocarpa*, *Claytonia acutifolia*, *Corydalis arctica*, *Draba pseudopilosa*, *Cnidium cnidiifolium*, *Artemisia arctica*, *A. furcata*, очень обычные для территорий, лежащих западнее, южнее и восточнее Колымской низменности, не расселились в районе дельты р. Колымы лишь из-за отсутствия соответствующих экотопов. То же самое можно сказать в отношении таких

тяготеющих к горным местообитаниям и распространившихся далеко на запад видов, как *Lloydia serotina*, *Minuartia macrocarpa*, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Dryas punctata*, *Oxytropis mertensiana*, *Androsace bungeana*, *Gentiana barbata*. Следует отметить, что некоторые из перечисленных выше видов встречаются в разных районах Колымской низменности на возвышенных участках — на так называемой е д о м е. Поэтому отсутствие того или иного таксона во флоре Л отражает главным образом специфику местного флористического комплекса, но не дает еще оснований для экстраполяции этих данных на остальные обширные территории низменности. Анализ видового состава сравниваемых флор показывает, что большее число видов во всех долготных группах флоры П обусловлено прежде всего наличием местообитаний, специфических для горного ландшафта. Но особенно ярко это проявляется на примере группы восточносибирских и западноамерикано-восточносибирских видов.

В составе флоры П имеется целая серия видов, для которых долина р. Колымы оказалась естественным экологическим барьером, ограничившим их расселение на запад, и, таким образом, горное правобережье реки стало западным пределом ареалов *Carex scirpoidea*, *Arenaria tschuktschorum*, *Minuartia obtusiloba*, *Papaver anjuicum*, *Potentilla anachoretica*, *Astragalus kolymensis*, *Thymus oxyodonthus*, *Arnica frigida*, *Senecio frigidus*. Очень возможно, что эти виды сравнительно недавно достигли этого рубежа, мигрируя с востока. Вместе с большой серией видов, не отмеченных во флоре П, но часто встречающихся в других пунктах правобережья р. Колымы и в западной части Анюйского нагорья, перечисленные выше виды являются той географической группой, которая отличает флоры территорий, лежащих восточнее р. Колымы, от флор Колымской низменности и более западных районов Арктической Якутии. Среди таких отличительных (дифференциальных) видов прежде всего следует назвать *Poa lanata*, *P. malacantha*, *Puccinellia wrightii*, *Bromus arcticus*, *Carex membranacea*, *Salix ovalifolia*, *S. phlebophylla*, *Silene acaulis*, *Ranunculus punctatus*, *Dicentra peregrina*, *Cardamine hyperborea*, *Ermania parryoides*, *Draba stenopetala*, *Saxifraga eschcholtzii*, *Chrysosplenium wrightii*, *Acomastylis rossii*, *Oxytropis maydelliana*, *O. semiglobosa*, *Eritrichium aretioides*, *Castilleja elegans*, *Erigeron humilis*, *Artemisia flava*, *A. glomerata*, *Saussurea nuda*, *Taraxacum soczavae* (ср. Юрцев, 1974).

Все количественные и качественные показатели флоры П характеризуют ее как флору, довольно типичную для западной части Чукотской флористической провинции (ср. Юрцев, 1974). Но как в любом флористическом комплексе, населяющем пограничную территорию,[3] в ней имеются элементы, характерные для соседних флор. В данном случае мы отмечаем во флоре П целый ряд видов, более обычных в соседних провинциях бореальной флористической области — Анюйской и Верхоянской: *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Juniperus sibirica*, *Beckmannia sizygachne*, *Elytrigia jacutorum*, *Carex appendiculata*, *Juncus brachyspathus*, *Zygadenus sibiricus*, *Iris setosa*, *Salix bebbiana*, *S. myrtilloides*, *S. schwerinii*, *S. udensis*, *Rumex aquaticus*, *Chenopodium album*, *Anemone silvestris* ssp. *ochotensis*, *Ranunculus monophyllus*, *R. repens*, *R. reptans*, *Corydalis sibirica*, *Rorippa barbareifolia*, *Sedum kamtschaticum*, *S. purpureum*, *Rubus sachalinensis*, *Lathyrus pilosus*, *Vicia macrantha*, *Cicuta virosa*, *Chamaedaphne calyculata*, *Androsace filiformis*, *Menyanthes trifoliata*, *Gentiana acuta*, *G. barbata*, *Veronica incana*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Antennaria dioica*, *Tanacetum boreale*, *Artemisia dracunculus*. Будучи значительно беднее флора Л не имеет существенных позитивных отличий от флоры П. Те 47 видов, которые отсутствуют на правобережье, но встречены в дельте, по существу не являются характерными ни для флоры Колымской низменности, ни для северо-востока Якутии в целом. В основных чертах флора Л безусловно очень сходна с равнин-

---

[3] Имеется в виду, что на территории флоры проходит такой крупный биогеографический рубеж, как граница леса. Этот рубеж одновременно является и границей двух флористических областей — арктической и бореальной.

ными флорами других восточных районов Арктической Якутии. И в этом отношении флора Л может быть по праву отнесена к типу восточноякутских флор Восточносибирской провинции (ср. Юрцев, 1974).

Таким образом, рассмотренные нами флоры относятся к двум разным флористическим провинциям. По существу граница Колымской низменности и северо-западной оконечности Анюйского нагорья будучи рубежом геоморфологическим одновременно оказалась и рубежом флористическим, разделяющим две крупные провинции Арктической флористической области — Восточносибирскую и Чукотскую.

ЛИТЕРАТУРА

Петров В. А. 1930. Флора Якутии.

Сёмкин Б. И. 1977. Анализ структур фитоценотических данных. Автореф. докт. дисс. Тарту.

Толмачев А. И. 1941. О количественной характеристике флор и флористических областей. В кн.: Тр. Северной базы АН СССР, в. 8.

Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии.

Trautvetter E. R. 1877. Flora riparia Kolymensis. Тр. СПб. бот. сада, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1978.

SUMMARY

The check-lists of vascular plants in the vicinities of two settlements (Pokhodsk — 198 species and Petushki — 295 species) in lower reaches of the Kolyma river have been analysed and compared. Structure of the floras analysed has been discussed in connection with the specificities of relief. The degree of similarity of two floras has been determined according to the composition of latitudinal and longitudinal geographical groups. The above floras are regarded as belonging to different floristic provinces: the flora of Pokhodsk — to the East Siberian Province and the flora of Petushki — to the Chukotsk Province of the Arctic floristic region. The right bank of the Kolyma river is considered to be the western border of the Chukotsk floristic province.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.526.3

А. П. Белавская

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

A. P. BELAVSKAJA. CONTRIBUTIONS TO THE METHODS OF INVESTIGATION OF AQUATIC VEGETATION

Рассматриваются основные вопросы изучения водной растительности; указываются новые приемы и орудия исследований, описанные в отечественной и зарубежной литературе за последние 20 лет.

Водная флора и растительность как объекты изучения находятся на стыке двух наук — ботаники и гидробиологии. Методы изучения, используемые во всех разделах ботаники, применимы и к водным растениям, хотя сбор и обработка материала последних имеют свою специфику. Так, при составлении видовых диагнозов для «Флор» и «Определителей» необходимо учитывать особенности водных растений: преобладание вегетативных форм, гетерофиллию, наличие водных и наземных форм. Изучение водной растительности как одного из типов растительного покрова проводится в основном геоботаническими методами, изложенными подробно в пяти томах «Полевой геоботаники» (1959—1976). Тем не менее особенности водной среды требуют применения и гидробиологических орудий и инструментов (мерная рейка, диск Секки, зарослечерпатель и др.). Специальные методики по исследованию растительности водоемов были составлены Г. К. Лепиловой (1934) и В. М. Катанской (1939, 1956). В последние годы появились лишь отдельные методические указания и была опубликована очень краткая глава в сборнике «Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов» (1975). В зарубежной литературе встречается описание отдельных приборов или приемов исследования при решении того или иного вопроса, но специальные методические работы отсутствуют. Учитывая вышеизложенное, мы попытались показать то немногое новое, что появилось в области методики исследования растительности водоемов, а также заострить внимание на нерешенных проблемах. Мы выделяем следующие основные вопросы исследования водной растительности: I. Размещение растительности; II. Состав и строение растительности; III. Биомасса и продукция; IV. Биология и экология водных растений; V. Динамика растительности.

I. Общее представление о размещении водной растительности дает рекогносцировка водоема или его участков. При более детальных исследованиях проводится картирование растительности, масштаб которого определяется: а) размерами водоема, б) имеющейся картографической основой и в) задачей исследования. Согласно «Полевой геоботанике» (т. IV, 1972), всякая основа, имеющая масштаб крупнее 1 : 5000, является не картой, а планом. Используя часто такую основу для съемки водной растительности, мы все же условно говорим о ее картировании.

В картировании водной растительности мы выделяем три варианта.

1. Картирование крупных водоемов — от 500 га и более. Для работы на таких водоемах необходимо иметь батиметрическую карту прибрежной зоны М. 1 : 10 000—1 : 25 000, а для очень крупных водоемов (типа

Рыбинского водохранилища, Ладожского озера) — еще и общую схему водоема, на которую при рекогносцировке наносится полоса зарослей. При этом незаменимы аэровизуальные наблюдения. По общепринятой методике наземного картирования при масштабе съемки 1 : 25 000 расстояние между профилями должно быть 0.25—1.0 км. Между профилями растительность наносится на основу глазомерно или методом интерполяции. При таком масштабе в лучшем случае удается выделить формации или группы формаций, а большей частью только пояса растительности — воздушно-водной, с плавающими листьями и погруженной. Особенно затруднено картирование зарослей на водоемах с трудно доступным прибрежьем (затопленные леса и кустарники, сплавины, заболоченные берега), например на Рыбинском водохранилище. В этом случае приходится использовать все возможные приемы и методы. Так, учитывая разную степень доступности для исследования отдельных участков литорали в годы низкого и высокого уровней, Т. Н. Кутова (1971) картировала растительность Изможевского залива Рыбинского водохранилища два года подряд (1959 и 1960). Значительно облегчило ее работу и уточнило результаты использование данных аэрофотосъемки. Крупные работы с применением аэрофотосъемки проводились И. Л. Кореляковой на Кременчугском водохранилище (1977 г.). К сожалению, применение весьма перспективного метода аэрофотосъемки пока что мало доступно, так как требует больших затрат и специальной подготовки исследователя.

2. Картирование малых водоемов — от нескольких до 500 га — ведется методом профилей на основе масштаба от 1 : 10 000 до 1 : 5000 и крупнее. Расстояние между профилями — 100—250 м.[1] В этом масштабе на основу наносятся ассоциации или формации, а в случае очень пестрой растительности — так называемые комплексные полидоминантные группировки. При генерализации и уменьшении картосхем (в частности для печати) растительность обобщается до выделения двух-трех поясов. Если контуры поясов не укладываются в масштабе, то используются условные знаки. Следует заметить, что количество знаков, употребляемых для одних и тех же видов, почти соответствует числу их авторов. Отсюда следует насущная задача для гидроботаников — унификация условных знаков, хотя бы для макрофитов-доминантов.

3. Съемка постоянных площадок, профилей или отдельных пятен и куртин растительности. Желательно иметь сетку квадратов масштаба 1 : 100. На схему наносятся не только ассоциации или их фрагменты, но отдельные куртины или даже крупные побеги растений.

При камеральной обработке карт или планов растительности вычисляются площади зарастания (по ассоциациям или формациям и общие по водоему), для чего используются следующие методы: а) взвешивание вырезанных контуров (соотношение весов конура и 1 дм^2 этой же бумаги позволяет определить площадь контура); б) метод палетки — разбивка контуров на мелкие квадратики в 1 см^2 и их подсчет; в) планиметрирование — вычисление площадей с помощью планиметра.

Следует отметить, что в специальных руководствах по исследованию водной растительности вопросы ее картирования разработаны недостаточно и было бы желательно составление специальных методических указаний исследователями, имеющими наибольший опыт в картировании прибрежно-водных зарослей.

II. Описание водной растительности проводится по общепринятой геоботанической методике, несколько модифицированной В. М. Катанской (1956, 1971). Бланками описаний иногда могут служить перфокарты, что облегчает в дальнейшем систематизацию материала, особенно если он массовый. Методы характеристики любого фитоценоза делятся, согласно «Полевой геоботанике» (т. III, 1964), на глазомерные (обилие, проективное покрытие и пр.) и точные (подсчет числа побегов, измерение высоты,

---

[1] В случае широкой полосы непроходимых зарослей приходится ограничиваться глазомерной оценкой издали величины занимаемой ими площади и состава.

взвешивание). В условиях водоема некоторые из них приобретают свою специфику. Так, например, проективное покрытие затруднительно определить для высоких зарослей (тростники), превышающих человеческий рост и недоступных осмотру сверху. Наиболее объективную характеристику водного фитоценоза дает определение веса и числа побегов на единицу площади.

Строение любого фитоценоза отражается на его горизонтальной и вертикальной структуре или ярусности. Выделение ярусов водной растительности очень важно для гидробиологов, так как часто каждому ярусу свойствен свой биоценоз. Большинство исследователей выделяют ярусы обычным способом, хотя И. М. Распопов (1968) предпочитает надводные ярусы отмечать знаком «плюс», а подводные — «минус», считая уровень воды за нуль. В горизонтальном сложении травостоя можно, следуя А. П. Шенникову (1964), выделить следующие варианты: 1) раздельное, 2) раздельно-групповое, 3) сомкнуто-групповое и 4) сомкнуто-диффузное. Такое деление нашло отчасти свое отражение в формулах И. Л. Кореляковой, о чем будет сказано ниже.

Приемы камеральной обработки геоботанического материала (вычисление коэффициентов общности, константности вида и пр.) могут быть заимствованы из «Введения в геоботанику» А. П. Шенникова (1964).

Обработка описаний заканчивается обычно созданием классификации. Классификации водной растительности, основанные на экологической классификации А. П. Шенникова и довольно близкие между собой, можно найти в работах В. К. Богачева (1952), В. М. Катанской (1959), В. А. Экзерцева (1960), А. П. Белавской (1969) и др.

III. Излучение фитомассы и продукции водной растительности проводится многими исследователями, но в отношении единиц измерения и способов расчета существует довольно большой разнобой, что затрудняет сравнение и обобщение этих материалов.

Методика определения фитомассы или биомассы путем взятия укосов довольно подробно описана А. и Н. Липиными (1949) и В. М. Катанской (1956). Техника взятия укосов остается пока что, к сожалению, на примитивном уровне — применение ножа, серпа или косы и деревянной рамки, которую В. Пенфаунд (Penfound, 1949) предложил заменить составной алюминиевой. Для взятия образцов погруженной растительности описан «фитобор» А. Г. Шехова (1971), не получивший, однако, распространения, а также ряд приборов зарубежных авторов (Grøntved, 1957; Fosberg, 1959, и др.). Все они требуют проверки и испытания. В последние годы некоторые наши гидроботаники используют для взятия образцов погруженной растительности на илистых грунтах «драгу» С. Бернатовича (Bernatowicz, 1960).

Не очень хорошо обстоит дело с определением биомассы подземных органов, для извлечения которых пока нет никаких приборов и инструментов; их создание — наша первоочередная задача. Некоторый методический опыт мы можем позаимствовать у Вестлейка (Westlake, 1968), проводившего детальные исследования подземных органов длиннокорневищных растений. Вестлейк рекомендует методы вырезания и выкапывания квадратов. В первом случае в грунт загоняется цилиндр диаметром в несколько сантиметров и извлекается вместе с содержимым. Этот метод доступен при значительной глубине воды, но только на твердых грунтах. Выкапывание квадратов (0.5×0.5 м) возможно лишь на обсохших участках. Глубина выкапывания должна соответствовать глубине проникновения корней. Чешские ботаники (Фиала и др., 1968) брали образцы подземных органов тростника стальным цилиндром с диаметром 20.6 см.

Средняя фитомасса вычисляется как средняя арифметическая из общего числа укосов для данной растительной группировки. При наличии большого числа укосов возможно применение статистической обработки, что было проведено И. Л. Кореляковой (1977) для растительности Кременчугского водохранилища. Она же произвела расчет числа укосов, необходимых для определения фитомассы с заданной степенью точности.

Для большинства ассоциаций при точности определения 15% достаточно 20 укосов, а при точности в 10%, что означает более высокую степень точности, необходимо брать 25—40 укосов, а для некоторых ассоциаций — 70—80.

Имея данные по средней фитомассе и площадям ассоциаций или формаций, можно вычислить общие запасы растительности. Однако из-за неравномерности сложения травостоя простое перемножение фитомассы на площадь дает часто очень неточные показатели. В связи с этим И. Л. Корелякова (1975) разработала специальные формулы для вычисления запасов фитомассы применительно к разным по сложению зарослям (табл. 1).

В случае больших площадей труднодоступных зарослей (например, тростники в дельте Аму-Дарьи) особое значение приобретают косвенные методы определения биомассы путем установления связей между массой, высотой и проективным покрытием. Опыт создания таких таблиц мы находим у В. М. Катанской (1960). К косвенным методам надо отнести и оптический метод Вестлейка (Westlake, 1964), где биомасса определяется на основе уменьшения количества света в разных по густоте и сложению зарослях с использованием особых, полученных экспериментально коэффициентов.

Как и для прочих компонентов автотрофного населения водоема, для макрофитов, помимо биомассы, устанавливается их годовая продукция. Большинство ботаников до сих пор принимают за нее максимальную фитомассу, приуроченную ко времени конца цветения. Однако многие исследователи убедительно показали, что продукция водных растений обычно превышает их максимальную биомассу (Боруцкий, 1949, 1950; Westlake, 1965; Rich et al., 1972; Корелякова, 1972; Распопов, 1973). По определенным видам растений разница между продукцией и биомассой может колебаться от 0.5 до нескольких процентов. В то же время Вестлейк (Westlake, 1965) отмечает, что у некоторых видов продукция может быть меньше биомассы,, составляя только 50—80% от последней. Причина этого явления кроется в том, что после зимы в течение всего сезона сохраняется часть прошлогодней биомассы. Поскольку специальных исследований «биомасса—продукция» пока что очень мало, большинство авторов склоняются к тому, что для вычисления продукции всех видов макрофитов необходимо брать надбавку к биомассе в размере 10—20%, что соответствует и формуле И. М. Распопова (1973): $P=1.2B_{max}$, где продукция P превышает биомассу B_{max} на 20%. Несколько сложнее обстоит дело с продукцией растений с плавающими листьями. Так, согласно работе, изданной Институтом изучения водных ресурсов США (1976 г.), годовая продукция листьев кубышки в 5—7 раз превышает их фитомассу. Эти данные кажутся нам несколько завышенными, но в то же время детальными наблюдениями И. М. Распопова (1973) на Онежском озере установлено, что листья кубышки и рдеста плавающего сменяются трижды за сезон. Для расчета их продукции он предложил следующую формулу: $P=1.2B+(\bar{\omega}n)$, где $\bar{\omega}$ — средний вес одного листа, а n — число черешков без листьев.

Соотношение годовой продукции и биомассы корневищ устанавливается на основе определения возраста корневища. Согласно вышеупомянутой американской работе (1976), продолжительность жизни корневища кубышки в среднем равна 7 годам и в таком случае годовая продукция может быть вычислена по формуле B_{max}:7. Большая работа по определению возраста корневищ проведена Вестлейком (Westlake, 1968). В ходе трехлетних наблюдений, используя красители, применяя инъекции в корневища, делая зарисовки и фотографии, он установил, что продолжительность жизни корневищ тростника и камыша озерного — свыше трех лет, рогоза широколистного и ежеголовника прямого — 18—22 месяца, манника большого — 18—24 месяца. Отсюда следует, что годовая продукция корневищ манника равна B_{max}:2.17, или 0.46 от максимальной биомассы.

ТАБЛИЦА 1

Способы расчета запасов фитомассы (по И. Л. Кореляковой, 1975)

Доминирование	Сложение травостоя		Условные знаки	Формулы *
Одного вида	Диффузное			$P = BS$
	Пятнистое			$P = B \times \frac{S \text{ района} \times \% \, S \text{ зарастания}}{100}$
Двух-трех видов	Раздельно-групповое, пятнами	Доминанты в равном соотношении		$P = \frac{B_1 + B_2}{2} \times \frac{S \text{ района} \times \% \, S \text{ зарастания}}{100}$
		Доминанты в неравном соотношении		$P = \left(\frac{\% \text{ участия} \times B_1}{100} + \frac{\% \text{ участия} \times B_2}{100}\right) \times \frac{S \text{ района} \times \% \, S \text{ зарастания}}{100}$
	Растения одного вида — диффузно, другого — пятнами			$P = SB_1 + B_2 \frac{S \text{ района} \times \% \, S \text{ зарастания}}{100}$

* B — фитомасса с 1 м², S — площадь зарослей, P — запасы фитомассы с площади зарослей.

При вычислении годовой продукции очень важно выражать все величины в определенных единицах и соблюдать последовательность расчетов, что показано нами в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Ход вычисления продукции водной растительности

Показатель	Единица измерения	Переводные коэффициенты
Средняя фитомасса по растительным группировкам (сырая, воздушно-сухая, абсолютно сухая)	г/м²	абс. сух. вес=возд.-сух.×0.93 (Корелякова, 1977)
Площадь зарослей	га	
Общая фитомасса (B) (сырая, воздушно-сухая и абсолютно сухая)	ц, т	
Общая фитопродукция (P) (сырая, воздушно-сухая и абсолютно сухая)	»	$P=B\times1.2$ (Распопов, 1973)
Общая продукция органического вещества	»	Процент органического вещества (от абс. сух. веса): воздушно-водная растительность — 92, с плавающими листьями — 90, погруженная растительность — 85 (Корелякова, 1977)
Продукция на единицу площади водоема:		
а) воздушно-сухого вещества	г/м²	
б) абсолютно сухого вещества	»	
в) органического вещества	»	
г) углерода (С)	»	
д) энергии	ккал	1 г органического вещества=46.4% С (Распопов, 1973)
Продукция на единицу площади мелководий (а—д)	г/м², ккал	1 г С=10 ккал (Lieth, 1965)
Продукция на единицу площади зарослей (а—д)	г/м², ккал	
Продукция на единицу объема водоема (а—д)	г/м³, мг/л, ккал	

Годовая продукция макрофитов может выражаться в весовых единицах воздушно-сухого, абсолютно сухого органического вещества, углерода С и в энергетических единицах — килокалориях. Необходимость выражения данных в весовых единицах абсолютно сухого вещества и С подчеркивалась на I международном совещании по водным растениям в Румынии в 1970 г. Органическое вещество определяется обычным методом озоления (Калужская, 1959); С составляет в органическом веществе макрофитов в среднем 46.4% (Распопов, 1973). В случае невозможности определения абсолютно сухого веса и органического вещества можно использовать коэффициенты, вычисленные И. Л. Кореляковой (1977), — табл. 2.[2] По Вестлейку (Westlake, 1965), в органическом веществе макрофитов содержится 35—40% С, а у растений кальцефилов — около 30%. 1 г органического вещества дает, по Вестлейку, 4.6 ккал, что соответствует 9.3 ккал на 1 г С по Винбергу (1960) или 10 ккал по Литу (Lieth, 1965). Все величины, кроме энергии, выражаются в граммах или миллиграммах. Продукция рассчитывается на 1 м² площади водоема, а дополнительно может быть рассчитана и на 1 м² площади мелководий или площади зарослей. Возможны пересчеты продукции и на единицу объема водоема (1 г/м³ или 1 мг/л).

Для сравнения суточной продукции макрофитов с таковой фитопланктона первую можно вычислить косвенным путем. Для этого надо их

[2] Необходимо, однако, помнить, что все коэффициенты И. Л. Кореляковой и И. М. Распопова получены для макрофитов определенных водоемов (Днепропетровское водохранилище, Онежское озеро) и использовать их целесообразно лишь для районов этих же широт.

годовую продукцию разделить на число дней вегетационного периода; чешские ботаники (Dykyjova, Ondok, 1973) делят продукцию на число дней от начала вегетации до момента срезания травостоя.

Годовая продукция погруженных макрофитов определяется и через фотосинтез с помощью широко известного кислородного и менее употребляемого радиоуглеродного методов. По мнению ряда авторов (Wetzel, 1964; Покровская, 1973), продукция, вычисленная такими способами, более сравнима с первичной продукцией других автотрофов, чем продукция, вычисленная по биомассе. Методика определения продукции макрофитов кислородным методом наиболее основательно изложена в работе Т. Н. Покровской (1976). Исследования, проведенные ею на Валдайском озере, позволили установить следующее: а) время экспозиции склянок с макрофитами должно быть сокращено до 4 час; б) лучшее время для экспозиции — 10—14 час; в) вычисление суточного фотосинтеза по одной трех-четырех часовой экспозиции неудовлетворительно; г) вполне надежные результаты дают трехразовые наблюдения — с 8—9, 12—13 и 17—18 час. Сравнение валовой продукции, определенной по фотосинтезу и по приросту биомассы, показало некоторое превышение данных при втором способе расчета, но в среднем эти величины довольно близки. Работа Покровской может служить методическим пособием для исследований такого рода.

IV. По мнению А. П. Шенникова (1964, с. 240), «Биология и экология растений являются основой учения о растительности». Тем не менее работ по биологии и экологии водных растений у нас почти нет, что связано, видимо, как с отсутствием «Руководств» и «Методик», так и с большой трудоемкостью подобных исследований.

Экологические исследования обязательно включают в себя изучение среды. Методика исследования водной среды может быть заимствована из многочисленных лимнологических и гидробиологических руководств.

Приемы решения отдельных вопросов экологии макрофитов встречаются в некоторых зарубежных работах. Так, например, Бернатович (Bernatowicz, 1966) изучал действие затенения на погруженную растительность с помощью деревянных щитов. Опыт анатомо-морфологических исследований в связи с экологией можно найти у Т. Н. Кутовой (1957). Примеры экологической характеристики отдельных видов даны в книге чешского ботаника Гейни (Hejny, 1960).

В понятие «биология» входит очень широкий круг вопросов: фенология, скорость роста, вегетативное и генеративное размножение и пр. Методика фенологических наблюдений для водных растений хорошо разработана В. М. Катанской (1939, 1960, 1966). Пример изучения тростника в природе дан И. М. Распоповым и М. А. Рычковой (1969), а камыша озерного в условиях эксперимента — Л. И. Лисициной и Г. А. Жуковой (1971). Ондок (Ondok, 1969) нашел возможным вычислять скорость роста косвенно: путем установления связей между биомассой и рядом признаков (высота, густота побегов, площадь листьев и пр.). Некоторые указания по морфолого-биологическому изучению вида из семейства злаковых можно найти в диссертационной работе В. В. Экзерцевой (1972) на примере манника большого. Образцом детального исследования цикла развития и определения возраста корневищного злака может служить анатомо-морфологическое исследование по тростнику Л. Ф. Демидовской и Р. А. Кириченко (1964). Методическим пособием по изучению подземных органов остается в основном вышеупомянутая работа Вестлейка (1968).

Многие зарубежные авторы, занимаясь биологией гидрофитов, особое внимание уделяют определению площади листовой поверхности, считая, что это один из наиболее важных показателей, отражающий через фотосинтез продуктивность травостоя. Волкер и Вейгуд (Walker, Waygood, 1968), работая с тростником, установили экспериментально, что площадь его листа равна произведению длины на ширину, разделенному на коэффициент 1.71. Целый ряд методов определения листовой площади дает Ондок (Ondok, 1968): а) фотоэлектрический, б) метод сети

трапеций, в) метод линейных измерений. О достоинстве этих методов судить трудно, не произведя их проверки.

Большие возможности для решения вопросов биологии и экологии дает эксперимент, в частности посадка растений. Методы разведения водных растений разработаны В. Н. Вампиловым (1951) и А. А. Смиренским (1950, 1952). За рубежом краткие указания по культивированию гидрофитов имеются у Иди с соавторами (Eady et al., 1974).

Заключая этот раздел, следует еще раз подчеркнуть скудность наших знаний по биологии и экологии макрофитов и необходимость составления краткого руководства для стационарных эколого-биологических исследований гидрофитов. Для образца можно отчасти использовать «Биологическую флору Британских островов», издаваемую по отдельным видам растений в журнале «Journal of Ecology» (например, статья о *Phragmites communis*; Haslam, 1972). Обширную программу экологических исследований наметил еще раньше Пенфаунд (Penfound, 1952). Прекрасным образцом морфолого-биологической характеристики видов может служить издаваемая Московским государственным университетом «Биологическая флора Московской области», и в частности в этом издании статья В. В. Экзерцевой (1976) по маннику большому.

V. Изучение динамики растительного покрова, как сезонной, так и погодичной, должно производиться регулярно на постоянных площадках от 1 до 10 м^2 или профилях от 1 до 10 м шириной. Закрепление площадок в условиях водоема обычно весьма затруднено (большая глубина, илистое дно) и требует разработки специальных приемов. Для изучения динамики растительности необходимо регулярное «картирование» на закрепленных площадках или профилях (ежегодно или ежемесячно). Методика исследования динамики биомассы макрофитов подробно изложена Е. В. Боруцким (1949, 1950) на примере тростника и элодеи. Работы по динамике растительности водоемов имеют большой теоретический и практический интерес. Их значение возрастает с удлинением срока наблюдений. Примером многолетних наблюдений могут служить исследования Т. Н. Кутовой в Дарвинском государственном заповеднике на Рыбинском водохранилище, проводимые ею уже почти 30 лет. К сожалению, постоянные наблюдения, а тем более такие длительные очень редки.

Некоторое представление о смене ассоциаций могут дать раскопки корневых систем в зоне контакта двух ассоциаций, что было проведено В. А. Экзерцевым совместно с И. О. Солнцевой (1962).

В заключение следует отметить следующие первоочередные задачи в области методики исследования водных растений и водной растительности:

1) унификация полевых и камеральных методов исследования;

2) изобретение и испытание приборов для взятия образцов водной растительности, особенно ее подземной части;

3) составление краткого руководства для проведения стационарных эколого-биологических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Белавская А. П. (1969). Растительность Пеновско-Лоховского участка Верхневолжского водохранилища. Бот. ж., 54, 3. — Богачев В. К. (1952). Формирование растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Яросл. пед. инст., 19. — Боруцкий Е. В. (1949). Изменение зарослей макрофитов в Белом озере в Косино с 1888 по 1938 гг. Тр. Всес. гидробиол. общ., I. — Боруцкий Е. В. (1950). Материалы по динамике биомассы макрофитов озер. Тр. Всес. гидробиол. общ., II. — Вампилов В. Н. (1951). Увеличение кормовой производительности и улучшение гнездовых и защитных условий ондатровых угодий дельты Селенги (Восточное Прибайкалье). В кн.: Вопросы биологии пушных зверей. Тр. Всес. н.-и. инст. охотничьего промысла, XI, М. — (Westlake D.). Вестлейк Д. (1968). Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами. В кн.: Методы изучения корневых систем и организмов ризосферы. Междунар. симп. СССР, Л. — Винберг Г. Г. (1960). Первичная продукция водоемов. — Демидовская Л. Ф., Р. А. Кириченко. (1964). Морфолого-анатомические особенности тростника и цикл его развития. В кн.: Тростник. Материалы к био-

логии. Тр. Инст. ботаники АН КазССР, 19. — Калужская В. М. (1959). Руководство по зольному анализу растений. — Катанская В. М. (1939). Фенологические стационарные наблюдения над водной растительностью Пертозера и методика их постановки. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 3. — Катанская В. М. (1956). Методика исследования высшей водной растительности. В кн.: Жизнь пресных вод, IV, 1, М.. — Катанская В. М. (1959). Водная растительность дельты Аму-Дарьи. Тр. Лабор. озероведения АН СССР, VIII. — Катанская В. М. (1960). Материалы для изучения продуктивности зарослей водных растений дельты Аму-Дарьи. Тр. Лабор. озероведения, X. — Катанская В. М. (1966). Пресноводные водоемы. В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М. — Катанская В. М. (1971). Высшая водная растительность оз. Красного. В кн.: Озера Карельского перешейка. Л. — Корелякова И. Л. (1972). Растительный покров мелководной зоны Киевского водохранилища. В кн.: Киевское водохранилище. Киев. — Корелякова И. Л. (1975). Роль высшей водной растительности в формировании органического вещества на мелководьях Киевского водохранилища. В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск. — Корелякова И. Л. (1977). Растительность Кременчугского водохранилища. — Кутова Т. Н. (1957). Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. зап., IV. — Кутова Т. Н. (1971). Растительность Изможевского залива Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. зап., X. — Лепилова Г. К. (1934). Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности. В кн.: Инструкции по биологическому исследованию вод, ч. 2. Биология материковых вод, разд. А, вып. V, Л. — Липин А. Н., Н. Н. Липина. (1949). Макрофлора стоячих водоемов и ее связь с гидрофауной. Тр. Всес. н.-и. инст. прудового рыбного хозяйства, V. — Лисицина Л. И., Г. А. Жукова. (1971). О росте камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.) на разных типах грунта. Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., 9. — Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. (1975). М. — Покровская Т. Н. (1973). Типизация озер — накопителей органического вещества. Изв. АН СССР, сер. геогр., I. — Покровская Т. Н. (1976). Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов. В кн.: Антропогенное эвтрофирование озер. М. — Полевая геоботаника. (1959—1976). I—V. — Распопов И. М. (1965). Аэровизуальные наблюдения над зарастанием литорали Онежского озера. В кн.: Предварительные результаты работ по исследованию Онежского озера. 1. Петрозаводск. — Распопов И. М. (1968). Высшая водная растительность Ладожского озера. В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. Л. — Распопов И. М. (1973). Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л. — Распопов И. М., М. А. Рычкова. (1969). К динамике численности растений в чистой ассоциации тростника. В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера, 3. Петрозаводск. — Смиренский А. А. (1950, 1952). Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. 1, 2. М. — (Fiala K., Dykyjova, J. Kvet, J. Svoboda) Фиала К., Д. Дикиева, Я. Квет, И. Свобода. (1968). Методы оценки продукции корневищ и корней в тростниковых сообществах. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем. Л. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Шехов А. Г. (1971). Прибор для взятия проб водной растительности. Бот. ж., 56, 2. — Экзерцев В. А. (1960). Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохранилищ, 6. — Экзерцев В. А., И. О. Солнцева. (1962). Экологические ряды ассоциаций верховий Шошинского плеса Иваньковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохранилищ, 13. — Экзерцева В. В. (1972). Большой манник (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) на волжских водохранилищах. Автореф. канд. дис. М.— Экзерцева В. В. (1976). Манник большой. В кн.: Биологическая флора Московской области, 3. — Bernatowicz S. (1960). Metody badania roslinnosci naczyniowej w jesiorach. Roszniki nauk rolniczych, t. 77, ser. B, Zeszyt. 1, Warszawa. — Bernatowicz S. (1966). The effect of shading on the growth of macrophytes in lakes. Ekol. polska, XIV, 31. — Dykyjova D., J. P. Ondok. (1973). Biometry and the productive stand structure of coenoses of *Sparganium erectum* L. Preslia, 45, 1. — Eady F. C., G. N. Hookman, E. A. Manson. (1974). A method of cultivating aquatic plants for experimental purposes. N. Z. J. Exp. Agr., 2, 1. — Fosberg C. (1959). Quantitative sampling of subaquatic vegetation. Oikos, 10, 2. — Grøntved J. (1957). A sampler for underwater macrovegetation in shallow waters. J. Cons. Int. Explor. Mer., 22. — Haslam S. M. (1972). Biological flora of British Isles. *Phragmites communis*. Trin. J. of Ecology, 60 (2). — Hejny S. (1960). Ökologische charakteristik der wasser- und sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebenen. Bratislava. — Lieth H. (1965). Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduction. I. Einführung, Definition und Wachstumanalysen. Qualit. Plantar. et Mater. Veget., 12, 3. — Ondok J. P. (1968). Measurement of leaf area *Phragmites communis* Trin. Photosynthetica, 2, 1. — Ondok J. P. (1969). Die Probleme der Anwendung der Wachsanalyse auf Forschungen von *Phragmites communis* Trin. Hidrobiologia Akad. RSR, 10. — Penfound W. T. (1949). An improved quadrat frame for the analysis of plant populations. Ecology, 30, 3. — Penfound W. T. (1952). An outline for ecological life histories of herbaceous vascular hydrophytes. Ecology, 33, 1. — Rich P. H., R. G. Wetzel, V. T. Nguyen. (1971). Distribution, production

and role of aquatic macrophytes an a southern Michigan marllake. Freshwater Biology, 1. — W a l k e r J. M., E. A. W a y g o o d. (1968). Ecology of *Phragmites communis.* I. Photosynthesis of a single shoot in situ. Canad. J. of Botany, 46, 5. — W e s t l a k e D. (1964). Light extinction, standing crop and photosynthesis within weed beds. Verhandl. Intern. Verein. theoret. and angew. Limnol., 15, 1. — W e s t l a k e D. (1965). Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. Mat. Ist. Ital. Hydrobiol., 18, Suppl. — W e t z e l R. (1964). A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphiton and phytoplancton in a Large Shallow Lake. Int. Rev. ges. Hydrobiol., Bd. 49, Hf. 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 XI 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 005 : 576.312.37 : 582.89

П. Г. Горовой, Л. М. Кетриц, В. Г. Гриф

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *BUPLEURUM KOMAROVIANUM* LINCZ. И *BUPLEURUM SCORZONERIFOLIUM* WILLD. *(APIACEAE)* ИЗ ПРИМОРЬЯ

P. G. GOROVOY, L. M. KETRITZ, V. G. GRIF. TAXONOMIC AND CARYOLOGICAL STUDIES OF *BUPLEURUM KOMAROVIANUM* LINCZ. AND *BUPLEURUM SCORZONERIFOLIUM* WILLD. (*APIACEAE*) FROM THE PRIMORYE

Изучение морфологии, ареалов, экологии и кариотипов *Bupleurum komarovianum* Lincz. и *B. scorzonerifolium* Willd. показало самостоятельность этих видов. Число хромосом *B. komarovianum* (2n=8) отмечено как наименьшее в сем. *Apiaceae*. Приведены синонимы, цитированная литература и отличия двух исследованных видов *Bupleurum* L.

Восточноазиатские виды рода *Bupleurum* L. — *B. komarovianum* Lincz. и *B. scorzonerifolium* Willd. подсекции *Arpopleurum* Lincz. секции *Bupleurum* — во флористической литературе по Азии и в специальных работах по сем. *Apiaceae* рассматриваются в нескольких вариантах: 1) оба вида отождествляются с *B. falcatum* L. или считаются подвидовыми таксонами этого сложного систематического комплекса (Regel, 1861; Palibin, 1898; Yabe, 1902; Козо-Полянский, 1915; Shan, 1940; Hiroe, 1958; Hiroe, Constance, 1958; Ohwi, 1965); 2) признается существование в Восточной Азии *B. scorzonerifolium* Willd. и *B. dahuricum* Fisch. et Mey. (Комаров, 1905) или *B. scorzonerifolium* и *B. falcatum* L. (Nakai, 1909; Комаров, Клобукова-Алисова, 1925, 1932); 3) для дальневосточной части Восточной Азии указываются *B. scorzonerifolium* (Nakai, 1952) или *B. scorzonerifolium* и цикл видов: *B. chinense* DC., *B. dahuricum* Fisch. et Mey., *B. jeholense* Nakai (Kitagawa, 1939, 1960); 4) на территории Приморья, Приамурья и Северо-Восточного Китая произрастают самостоятельные виды *B. scorzonerifolium* Willd. и *B. komarovianum* Lincz. и отмечаются недостаточно изученные китайские виды: *B. chinense* DC., *B. pekinense* Franch., *B. octoradiatum* Bunge (Линчевский, 1950; Горовой, 1966; Ворошилов, 1966; Горовой, Уланова, 1969; Гурзенков, Горовой, 1971; Shan, Li, 1974; Cauwet, 1976). Однако в сводках по лекарственным восточноазиатским растениям (Roi, 1955; Цюй-Го-Цзинь и др., 1961) и в работах, посвященных изучению химического состава китайских *Bupleurum* L., весь исследуемый материал именуется *B. falcatum* (Shibata et al., 1965; Shimaoka et al., 1976).

В связи с различной трактовкой дальневосточных видов из родства *Bupleurum falcatum* нами было предпринято исследование морфологически близких *B. scorzonerifolium* и *B. komarovianum*. Материал для кариологического изучения собран в июне—октябре 1976 г. в Приморском крае в Надежденском р-не, в 6 км западнее пос. Раздольное, на склоне сопки правого берега р. Раздольная, где эти виды «соприкасаются» экологически, а ареалы их «накладываются». *B. komarovianum* растет в нижней части склона среди *Corylus heterophylla* Turcz. ex Trautv. и в редких дубняках из *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. Второй вид — *B. scorzonerifolium* — занимает сухие участки в верхней части склона, лишенные древесной и кустарниковой растительности. Исследуемые растения, собран-

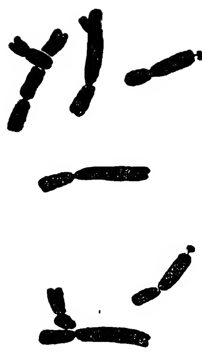


Рис. 1. *Bupleurum komarovianum* Lincz. 2n=8. Соматический набор метафазных хромосом.

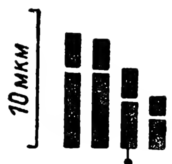


Рис. 2. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Bupleurum komarovianum* Lincz.

ные в указанном выше месте, были высажены в ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) и через месяц после посадки дали корни, использованные для цитологического изучения. После предварительной обработки в 0.5% растворе колхицина в течение 2 час. при 5° С корешки фиксировали фиксатором Батталья (5 : 1 : 1 : 1), затем окрашивали по Фёльгену реактивом Шиффа с предварительным гидролизом в течение 15—17 мин. при температуре 20—25° С. Препараты приготавливали методом раздавливания («давленые») и после проводки их через бутиловый спирт и ксилол заключали в канадский бальзам. Подсчет хромосом и их дальнейшее исследование производили на метафазных пластинках. Измерения хромосом проводили на рисунках, полученных с помощью рисовального аппарата. Точность $p < 2.5\%$. Ниже приведена характеристика метафазных пластинок каждого вида (см. таблицу).

Характеристика хромосом двух видов *Bupleurum* L. (в мкм)

Параметры	№ пары хромосом						Длина гаплоидного набора
	I	II	III	IV	V	VI	
Bupleurum komarovianum **Lincz.**							
Размер длинного плеча	5.4	5.3	3.3	2.0			23.9
Размер короткого плеча	2.5	2.2	2.0	1.2			
Общая длина хромосомы	7.9	7.5	5.3	3.2			
Центромерный индекс (I^c) *	31.6	29.3	37.7	37.5			
Bupleurum scorzonerifolium **Willd.**							
Размер длинного плеча	2.5	2.1	2.1	2.0	2.1	1.7	21.1
Размер короткого плеча	1.8	1.6	1.4	1.5	1.0	1.3	
Общая длина хромосомы	4.3	3.7	3.5	3.5	3.1	3.0	
Центромерный индекс (I^c) *	41.9	43.2	40.0	42.3	32.3	43.3	

* Ic — центромерный индекс — отношение длины короткого плеча к длине всей хромосомы, выраженное в процентах.

Bupleurum komarovianum Lincz. (рис. 1, 2). Для этого вида установлено число хромосом 2n=8, n=4, которое является наименьшим для рода *Bupleurum* и всего сем. *Apiaceae* (Гурзенков, Горовой, 1971; Cauwet, 1976). Хромосомы у *B. komarovianum* довольно мелкие, общая длина их гаплоидного набора 23.9 мкм. Все хромосомы субметацентрические, но четко различаются по своим размерам, величине плеч и центромерным индексам. Первая пара хромосом самая крупная, с общей длиной 7.9 мкм. Вторая пара хромосом несколько меньших размеров, с общей длиной 7.5 мкм. Третья пара хромосом значительно меньше



Рис. 3. *Bupleurum scorzonerifolium* Willd. 2n=12. Соматический набор метафазных хромосом.

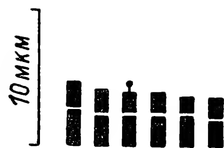


Рис. 4. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Bupleurum scorzonerifolium* Willd.

первой и второй, общая длина ее 5.3 мкм, она имеет маленький шарообразный спутник на дистальном конце длинного плеча хромосомы. Диаметр спутника меньше диаметра хромосомы. Четвертая пара хромосом — самая мелкая, с общей длиной 3.2 мкм.

Bupleurum scorzonerifolium Willd. (рис. 3, 4). Хромосомы этого вида (2n=12, n=6) все субметацентрические и значительно мельче, чем у *B. komarovianum*. Общая длина гаплоидного набора 21.1 мкм. Уменьшение длины хромосом идет постепенно и на незначительную величину. По центромерному индексу хромосомы близки. Размер самой длинной первой пары хромосом 4.3 мкм, а самой короткой шестой пары — 3.0 мкм. Третья пара хромосом общей длиной 3.5 мкм несет на коротком плече маленький шарообразный спутник, по своему диаметру меньше диаметра хромосомы.

Наши определения числа хромосом у *B. scorzonerifolium* совпадают с литературными данными по этому виду (2n=12, n=6) для Приморского края (Гурзенков, Горовой, 1971), Тувинской АССР и Хакасской обл. (Ростовцева, 1976). Для этого же вида из Приморского края было отмечено 2n=16 (Гурзенков, Горовой, 1969, 1971). Возможно, что у *B. scorzonerifolium*, как и у *B. bicaule* Helm. (Ростовцева, 1976), существуют хромосомные расы, которые по морфологическим признакам растений отличаются незначительно.

Различия в хромосомных наборах (кариотипах) *B. komarovianum* и *B. scorzonerifolium* позволяют считать, что эти виды при некотором морфологическом сходстве (что характерно для всей подсекции *Arpopleurum* Lincz.) дифференцировались давно. Вероятно, во время формирования третичной маньчжурской флоры две рассматриваемые володушки были уже обособлены. Восточная Азия считается вторичным центром формирования рода *Bupleurum* (Козо-Полянский, 1915). Наличие же среди азиатских володушек видов с 2n=8 и с недоразвитым зародышем (Горовой, Израильсон, 1976), а также произрастание на Дальнем Востоке *B. longiradiatum* Turcz. — наиболее древнего представителя рода (Cauwet, 1976) — показывают, что исходные формы *Bupleurum* существовали в Восточной Азии. Средиземноморский центр рода *Bupleurum* является, возможно, производным от Азиатского или в этом регионе древние формы не сохранились.

При изучении морфологических признаков на живых растениях и по гербарным образцам на всей территории ареалов *B. komarovianum* и *B. scorzonerifolium* установлено, что эти виды существенно отличаются строением листьев. Ниже приводятся цитированная литература, синонимика и диагностические признаки исследованных володушек.

Bupleurum komarovianum Lincz. 1950, Фл. СССР 16: 319; Горовой, 1966, Зонтичные Примор. Приамур.: 70, рис. 33—35; он же, 1966; в: Воробьев и др., Опред. раст. Примор. Приамур. : 300; Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост. : 317; Shan, Li, 1974 Acta Phytotax. Sin. 12, 3 : 280. — *B. breviradiatum* Regel ex Kom. 1932, в: Комаров и Клобукова-Алисова, 1932. Опред. раст. Дальневост. края 2 : 800, non Wettst. 1892. — *B. chinense* var. *octoradiatum* (Bunge) Kitag. 1960, Bull. Nat. Sci. Mus.

(Tokyo) 5. 1 : 11, p. p. — *B. falcatum* auct. non L.: Palibin, 1898. Consp. Fl. Koreae 1 : 97; Yabe, 1902, Revis. Umbell. Jap. : 31, p. p.; Комаров и Клобукова-Алисова, 1925. Малый опред. раст. Дальневост. края : 319; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 67, p. p. — *B. longiradiatum* β. *breviradiatum* auct. non Fr. Schmidt: Комаров, 1905, Тр. Петерб. бот. сада 25, 1 (Фл. Маньчж., 3, 1) : 139. — *B. falcatum* var. *scorzonerifolium* auct. non Ledeb.: Hiroe, 1958, Umbell. Asia : 80, p. p.; Hiroe, Constance, 1958, Umbell. Jap. : 53, p. p.

Корень темно-серого цвета. Прикорневой лист широколанцетный или почти яйцевидный, на верхушке тупой, с дугонервным жилкованием. Основание листа (черешка) нижних и средних стеблевых листьев охватывает стебель полностью, образуя «кольцо». Листья зеленые (от светло-зеленых до темно-зеленых), по краю часто фиолетовоокрашенные, на верхней стороне с невыступающими или вдавленными жилками.

Распространен *B. komarovianum* в Северо-Восточном Китае, в северной части п-ова Корея, в Приморском крае и на юго-востоке Хабаровского края. Экологически этот вид приурочен к дубнякам южных склонов сопок. На хребте Сихотэ-Алинь в разреженных дубняках и среди кустарников на скалистых участках сопок встречается до высоты 900—1000 м над ур. м. В надземной части содержатся кверцетин, изорамнетин, рутин, изокверцетин, изорамнетин-3-рутинозид (Горовой, Уланова, 1969).

Bupleurum scorzonerifolium Willd. 1809, Enum. pl. Horti Berol. : 300; DC. 1830. Prodr. 4 : 132; Turcz. 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou 17, 4 : 721; id. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 468; Maxim. 1859, Mem. Pres. Acad. Sci. Petersb. Div. Sav. 9 (Prim. Fl. Amur.) 125; Комаров, 1905, Тр. Петерб. бот. сада 25, 1 (Фл. Маньчж., 3, 1) : 139; Nakai, 1909, J. Coll. Sci. Univ. Tokyo 26, 1 : 256; id. 1937, J. Jap. Bot. 13 : 484; id. 1952, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo) 31 : 86; Комаров и Клобукова-Алисова, 1925, Малый опред. раст. Дальневост. края : 319; они же, 1932, Опред. раст. Дальневост. края 2 : 800; Крылов, 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 2009; Kitagawa, 1944, J. Jap. Bot. 21 : 98; Линчевский, 1950. Фл. СССР 16 : 320, табл. 21, рис. 2; Горовой, 1966, Зонтичные Примор. Приамур. : 71—72, рис. 36—38; он же, 1966, в: Воробьев и др., Опред. раст. Примор. Приамур. : 300; Ворошилов, 1966, Фл. советск. Дальн. Вост. : 317; Shan, Li, 1974, Acta Phytotax. Sin. 12, 3 : 281. — *B. falcatum* β. *scorzonerifolium* (Willd.) Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 267; Regel, 1861, Tent. Fl. Ussur. : 69; Hance, 1883, J. Bot. (London) 21 : 321; Palibin, 1898, Consp. Fl. Koreae 1 : 97, p. p.; Boiss. 1903, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3 : 953; Liu, 1927, Bull. Peking Soc. Nat. Hist. 2 : 138. — *B. falcatum* ssp. *eufalcatum* var. *scorzonerifolium* (Willd.) H. Wolff, 1910, Pflanzenreich 43 (IV, 228) : 132, p. p.; Printz, 1921, Veg. Sib.-Mong. Front : 332; H. Wolff, 1926, Acta Horti Gotoburg 2 : 303. — *B. falcatum* ssp. *scorzonerifolium* (Willd.) K.-Pol. 1915, Тр. Петерб. бот. сада 30 : 219; Козо-Полянский, 1915, в: Б. Федченко, Фл. Аз. Росс. 10, 1 : 27. — *B. falcatum* var. *angustifolium* Franch. 1883, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2, 6 : 18, p. p. — *B. scorzonerifolium* var. *stenophyllum* Nakai, 1937, J. Jap. Bot. 17 : 487, p. p.; Kitag. 1960, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo) 5, 1 : 12. — *B. stenophyllum* (Nakai) Kitag. 1947, J. Jap. Bot. 21 : 97, p. p. — *B. falcatum* var. *scorzonerifolium* auct. non Ledeb. : Hiroe, 1958, Umbell. Asia : 80, p. p.; Hiroe, Constance, 1958, Umbell. Jap. : 53, fig. 27, p. p. — Exs.: Г. Р. Ф. n° 2523.

Корень оранжевого цвета. Прикорневой лист отсутствует или имеется, но к моменту цветения засыхает. Основание листа (черешок) нижних и средних стеблевых листьев не охватывает стебля, между краями основания листовой пластинки на стебле имеется борозда. Стеблевые листья узколанцетные, на верхушке острые, с почти параллельным жилкованием, сизо-зеленые, по краю без фиолетовой окраски, на верхней стороне с выступающими жилками.

Распространен *B. scorzonerifolium* в Западной и Восточной Сибири, Монголии, Северо-Восточном Китае, на п-ове Корея, в Японии, в Приамурье и Приморье в пределах бассейна р. Амур. Растет на сухих безлес-

ных склонах сопок и холмов вместе с *Clematis hexapetala*, *Scutellaria baicalensis*, *Polygala tenuifolia* и другими «даурцами» (в Приморском крае), в разреженных дубняках, среди кустарников, в сосняках и на сухих лугах (в Амурской обл.). В Восточной Сибири встречается на стёпных склонах и доходит до субальпийского пояса.

В надземной части содержатся кверцетин, изорамнетин, рутин, изокверцетин, изорамнетин-3-рутинозид и кверцетин-3-дигликозид (Горовой, Уланова, 1969). Наличие кварцетин-3-дигликозида отличает *B. scorzonerifolium* от *B. komarovianum*.

Таким образом, восточноазиатские виды *B. scorzonerifolium* и *B. komarovianum*, произрастающие на советском Дальнем Востоке, отличаются морфологическими признаками вегетативных органов, кариотипами, набором флавоноидов, экологией и ареалами.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Горовой П. Г. (1966). Зонтичные Приморья и Приамурья. — Горовой П. Г., В. Ф. Израильсон. (1976). К морфологии семян дальневосточных видов рода Володушка (*Bupleurum* L.). Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. — Горовой П. Г., К. П. Уланова. (1969). Систематика и хемотаксономия дальневосточных видов *Bupleurum* L. Комаровские чтения, Владивосток, 17. — Гурзенков Н. Н., П. Г. Горовой. (1969). В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. Ан. А. Федорова, 34. — Гурзенков Н. Н., П. Г. Горовой. (1971). Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока. Бот. ж., 56, 12. — Козо-Полянский Б. М. (1915). Исчисление русских видов *Bupleurum*. Тр. Петерб. бот. сада, 30. — Комаров В. Л. (1905). Флора Маньчжурии, 3. Тр. Петерб. бот. сада, 25, 1. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1925). Малый определитель растений Дальневосточного края. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова -Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края. — Линчевский И. А. (1950). Род *Bupleurum* L. Флора СССР. 16. — (Палибин И. В.) Palibin J. (1898). Conspectus Florae Koreae, 1 : 97. — (Регель Е. А.) Regel E. (1861). Tentamen Flore Ussuriensis oder Versuch einer Flora des Ussuri-Gebietes. Mem. Acad. Sci. Pétersb., ser. 7, 4. — Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. Бот. ж., 61, 1. — Цюй Го-цзинь, Сунь Сюн-цзи, Чжао Шоусюнь Е Сань-до. (1961). Наука о лекарственных растениях. — Cauwet A. M. (1976). Biosystematique des especes vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*). These, 1. — Hiroe M. (1958). *Umbelliferae* of Asia (excluding Japan). — Hiroe M., L. Constance. (1958). *Umbelliferae* of Japan. Univ. Calif. Publ. Bot., 30, 1. — Kitagawa M. (1939). Lineamenta Florae Manshuricae. Rep. Inst. Sci. Res. Manch., 3, 1. — Kitagawa M. (1960). Synoptical Review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 5, 1. — Nakai T. (1909). Flora Koreana, 1. J. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 26, 1. — Nakai T. (1952). A Synoptical Sketch of Korean Flora. Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 31. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan : 671. — Roi J. (1955). Traite des Plantes Medicinales Chinoises : 247. — Shan R. (1940). Studies on *Umbelliferae* of China, 3. Sinensia, 11. — Shan R., Y. Li. (1974). On the chinense species of *Bupleurum* L. Acta Phytotax. Sin., 12, 3. — Shibata S., I. Kitagawa, H. Fujimoto. (1965). The structure of saikogenin A — a sapogenin of *Bupleurum* species. Tetrahedron Letters (London), 42. — Shimaoka A., S. Seo, H. Minato. (1975). Saponins isolated from *Bupleurum falcatum* L.: Components of saikosaponin b. J. G. S. Perkin, 1. — Yabe Y. (1902). Revisio Umbelliferarum Japonicarum. J. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 16, 2 : 30—32.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 I 1978.

УДК 582.89 (001.2)

Н. М. Федорончук

КОНСПЕКТ РОДА *TRINIA* HOFFM. (*APIACEAE*)

N. M. FEDORONCHUK. THE SUMMARY OF THE GENUS *TRINIA* HOFFM. (*APIACEAE*)

Trinia Hoffm. 1814, Gen. Umbell. : 92.
Lectotypus: *T. glaberrima* Hoffm. nom. illeg. superfl. (=*T. glauca* (L.) Dumort.).

1. Мерикарпии с первичными ребрами; в черешках листьев механическое влагалище расположено над флоэмной частью сосудистого пучка; скульптура экзины пыльцевых зерен мелкоморщинистая. 2n=18, 20 . . . . Подрод 1. *Trinia*.
\+ Мерикарпии с первичными и вторичными ребрами; в черешках листьев механическое влагалище полностью окружает проводящую часть сосудистого пучка; скульптура экзины мелкоморщинисто-бугорчатая. 2n=18 . . . . Подрод 2. *Triniella*.

Subgen. 1. *Trinia*. — *Apinella* Baill. *Eutrinia* Baill. 1879, Hist. Pl. 7: 223. nom. illeg. — *Trinia* Hoffm. subgen. *Eutrinia* (Baill.) Drude, 1898, Nat. Pflanzenfam. 3, 8 : 189.
Typus: lectotypus generis.

1. Цветоножки при плодах нитевидные, более или менее равные; плоды 2—3 мм дл. . . . . 2.
Цветоножки при плодах утолщенные, неравные; плоды 3—4 (4.5 — 5) мм дл. . . . . Секция 3. *Pachypus*.
2. Плоды матовые или шероховато-волосистые; ребра сильно выдающиеся; ложбиночные канальцы в числе 1—3, в зрелых плодах часто исчезают, выстилающий их эпителий однослойный, при созревании облитерируется. Мэкзина пыльцевых зерен на экваторе не утолщается. 2n=18 . . . . Секция 1. *Trinia*.
\+ Плоды голые, блестящие; ребра сглаженные; ложбиночные канальцы всегда одиночные, маленькие, при созревании плодов не исчезают, выстилающий их эпителий многослойный. Мэкзина пыльцевых зерен на экваторе утолщается в 2—3 раза. 2n=20. . . . . Секция 2. *Levigatus* (4. *T. kitaibelii*).

Sect. 1. *Trinia*. — Sect. *Leptopus* Schischk. 1950. Фл. СССР. 16 : 596, 350.
Typus: lectotypus generis.

1. Оберточка большей частью отсутствует или 1—3-листная, рано опадающая; зубцы чашечки при плодах незаметные; ребра плодов более или менее притупленные, ложбинки широкие. Межпучковая склеренхимная ткань сильно развита . . . . 2.
\+ Оберточка из 4—6 листочков, неопадающая; зубцы чашечки при плодах заметные; ребра плодов сильно выдающиеся, ложбинки узкие. Межпучковая склеренхимная ткань слабо развита . . . . 3. *T. ramosissima*.
2. Конечные доли пластинки листа 0.5—3 см дл. и 1—1.5 мм шир. . . . . 1. *T. glauca*.
\+ Конечные доли пластинки листа 3—7 см дл. и 0.3—0.5 мм шир. . . . . 2. *T. multicaulis*.

1. *T. glauca* (L.) Dumort. 1827, Fl. Belg. : 78. — *T. glaberrima* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. : 92, nom. illeg. superfl. — *T. dufourii* DC. 1830, Prodr. 4 : 104. — *T. carniolica* A. Kerner ex Janch. 1908, Österr. Bot. Zeitschr. 58 : 297. — *T. stankovii* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград)

13 : 159. — *Pimpinella glauca* L. 1753, Sp. Pl. : 264. — *P. dioica* L. 1774, Syst. Veg. ed. 13 : 241. — *Seseli pumilum* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2 : 962.

Typus: «Habitat in Helvetia, Gallia» (LINN, photo 373/8!).

На сухих горных склонах в Западной и Средней Европе, а также в Крыму.

Очень варьирует по размерам (от 7—10 до 50—70 см выс.), длине конечных долей пластинки листа, длине плодоножек и форме плода. Как показали наши количественные измерения, морфологическая изменчивость в пределах *T. glauca* не имеет таксономического значения и носит клинальный характер.

2. *T. multicaulis* (Poir.) Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 352. — *T. henningii* Hoffm. 1816, Gen. Umbell. ed. 2 : 94. — *Pimpinella multicaulis* Poir. 1810, in Lam., Encycl. Meth. Bot. Suppl. 1 : 684.

Typus: «Cette plante croit dans la Sibèrie, in Herb. Desfont». (P.).

На сухих склонах и степных участках в Румынии, в Молдавии, на Украине (отсутствует в северо-западной части и в Крыму), в юго-западной части РСФСР.

Викарирующий близкий вид по отношению к *T. glauca*, образует совместно с ним superspecies, однако с морфологически выдержанными признаками и легко отличается от него длинными нитевидными конечными долями пластинки листа.

3. *T. ramosissima* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1 : 357, non Fisch. ex Trev. 1819. — *T. polyclada* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 351.

Lectotypus: «In campestribus siccis prope Buchtorminsk, versus Arcat». (LE!).

a) Ssp. *ramosissima*.

Плоды матовые, голые.

Восточная часть Казахской ССР (Павлодарская, Семипалатинская обл.), Приалтайский край.

b) Ssp. *muricata* (Godet) Fedoronch. 1978, Бот. ж. 63, 4 : 613. — *T. muricata* Godet, 1852. Fl. Jura, 1 : 271, in nota. — *T. lessingii* Reichenb. 1867, In: Fl. Germ. 21 : 8.

Typus: «Godet, 1852, Fl. Jura, 1 : 271, in nota» (протолог).

На каменистых склонах, в типчаково-ковыльных степях.

Оренбургская, Челябинская области, Башкирская АССР, северная часть Казахской ССР.

Sect. 2. *Levigatus* Fedoronch. цит. соч.

Typus: *T. kitaibelii* Bieb.

Секция монотипная.

4. *T. kitaibelii* Bieb. 1819, Fl. Taur. Cauc. 3 : 246, p. p. quoad pl. volhyn. — *T. ramosissima* (Fisch. ex Trev.) Reichenb. 1832, Fl. Exurs. : 473, non Ledeb. 1829. — *T. ucrainica* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 158. — *Pimpinella ramosissima* Fisch. ex Trev. 1819, Index Sem. Vratisl. : 3.

Lectotypus: «. . . circa Cremenetium Volhyniae D. Besser» (LE!).

На сухих склонах и степных участках в Центрально-Европейской флористической области (Нижняя Австрия, Трансильвания, Румыния, северная и центральная часть Балкан, Молдавия, Украина, юго-западная часть РСФСР и в Предкавказье).

Sect. 3. *Pachypus* Schischk. 1950, Фл. СССР. 16 : 597, 355.

Lectotypus: *T. hispida* Hoffm.

1. Оберточка большей частью отсутствует или в числе 1—3 листочков, рано опадающих; ребра плодов килевые; одиночные ложбиночные канальцы крупные, почти равны реберным; клетки мезокарпия над реберным секреторным каналом не облитерируются; эндосперм под ложбинками сильно вдавлен . . . . Подсекция 1. *Hispidae* (5. *T. hispida*).

\+ Оберточка 5-листная, всегда сохраняется; ребра плодов тупые; одиночные ложбиночные канальцы очень маленькие; клетки мезокарпия над реберным секреторным каналом облитерируются; эндосперм

под ложбинками слабо вдавлен . . . . Подсекция 2. *Biebersteinianae* (6. *T. biebersteinii*).

Subsect. 1. *Hispidae* Fedoronch. цит. соч.

Typus: typus sectionis.

5. *T. hishida* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. : 94.

Typus: «In siccis desertis Rossiae, ad coloniam Sareptam» (holo. MW, iso. LE! BM!).

a) Ssp. *hispida*.

Плоды шероховато-волосистые, реже голые; стилодии 1.1—1.8 (1.5 ± ±0.06) мм дл.

В ковыльных степях, на сухих каменистых склонах.

Юго-восточная часть Украины (Крым, Херсонская, Запорожская, Днепропетровская, Донецкая и Ворошиловградская области), Предкавказье, нижняя и средняя Волга, Оренбургская и Уральская области.

b) Ssp. *leiogona* (C. A. Mey.) Fedoronch. цит. соч. — *T. scabra* Boiss. et Noë, 1856, in Boiss., Diagn. Pl. Or. ser. 2, 2 : 73. — *Rumia leiogona* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. : 125.

Lectotypus: «In campis subalpinis, 17 VII 1830, C. A. Mey.» (LE!).

Плоды почти голые; стилодии 0.7—1.1 (0.9 ±0.05) мм дл.

На сухих каменистых степных склонах и в кустарниках.

Иран, Турция (Анатолия, Каппадоция, Карская обл.). СССР: Кавказ (Закавказье и Малый Кавказ). На северном Кавказе распространение подвида трудно установить с точностью из-за расплывчатой и весьма широкой зоны интеграции с ssp. *hispida*.

Subsect. 2. *Biebersteinianae* Fedoronch. цит. соч.

Typus: *T. biebersteinii* Fedoronch.

6. *T. biebersteinii* Fedoronch. цит. соч. — *T. kitaibelii* Bieb. op. cit., p. p. quoad pl. taur.; Шишкин. 1950, Фл. СССР, 16 : 357.

Typus: «In Tauria legid Compere. Acc. a. D. Prescott, 1832» (LE).

В Горном Крыму на яйлах по каменистым мелкоземным склонам. Эндемик.

Во «Флоре СССР» вид приводится под названием *T. kitaibelii* Bieb.

При описании *T. kitaibelii* М. Биберштейн (Bieberstein, 1819) указывает два местопроизрастания — Крым и Кременец-Волынский. Однако растений из Крыма у него не было, что видно из приводимого диагноза и цитированного типового материала: «In Tauria lectam communicauit D. Steven, circa Cremenetium Volhyniae D. Besser» (с. 246). Не имея сборов из Крыма, а используя растения, собранные Бессером в Кременце-Волынском, Биберштейн принял их за один вид — у обоих есть оберточка и одиночные маленькие ложбиночные канальцы. На эти признаки он указывает при описании *T. kitaibelii*, ссылаясь при этом на рисунок поперечного среза плода, приводимого в работе Ф. Вальдштейна и М. Китайбеля (Waldstein, Kitaibel, 1802), которые ошибочно приняли этот вид за *Pimpinella glauca*. (=*T. glauca* (L.) Dumort.).

Б. К. Шишкин (1950), обрабатывая зонтичные для «Флоры СССР», обратил внимание на тот факт, что крымские и кременецкие растения являются разными видами. В примечании к «Флоре СССР» (т. XVI, с. 358) он отмечает, что в одном и том же листе гербария Биберштейна лежат два разных растения. По мнению Шишкина, Биберштейн описал растения из Крыма, поэтому он оставил за ними прежнее название, а растения из Кременца-Волынского он описал как новый вид — *T. ucrainica*. После просмотра этого гербарного листа мы пришли к выводу, что в нем находятся два растения из Кременца-Волынского (сборы Бессера), почти ничем не отличающиеся друг от друга. Сборов растений из Крыма у Биберштейна не было, так как он ссылается лишь на устное сообщение Стевена. Очевидно, полагаясь на название работы Биберштейна («Flora Taurico-Caucasica»), а также, по-видимому, недостаточно полно познакомившись с диагнозом *T. kitaibelii*, Шишкин ошибочно выбрал лектотипом не сборы

Бессера, а сообщение Стевена. Это видно также из того, что приводимое Шишкиным описание *T. kitaibelii* во «Флоре СССР» соответствует растениям из Крыма и полностью противоречит первоописанию Биберштейна.

Таким образом, оказалось, что для одного и того же вида (из Кременца-Волынского) дано два описания — Биберштейна (*T. kitaibelii*) и Шишкина (*T. ucrainica*). Этот же вид почти одновременно с Биберштейном был описан также Фишером и Тревиранусом (Fischer, Treviranus, 1819) под названием *Pimpinella ramosissima*. Однако комбинация *Trinia ramosissima* (Fisch. ex Trev.) Reichenb. оказалась поздним омонимом названия *Trinia ramosissima* Fisch. ex Koch в смысле Ледебура. Под этим названием Ледебур понимал совершенно другой вид, произрастающий на Алтае. Итак, для растений из Кременца-Волынского, согласно приоритету, остается одно действительное название, данное Биберштейном — *T. kitaibelii*, а растения из Крыма мы описали как новый вид.

Subgen. 2. Triniella (Calest.) Fedoronch. subgen nov. — *Triniella* Calest. 1905, Webbia 1 : 146.

Caules basi ramis approximatis. Mericarpia jugis quinque primariis et quattuor secundariis. Peduncili fructiferi abbreviati. Petiolis fasciculi vasculares vaginam medullarum intergram circumcinti. Grana pollinis minute rugata, margine minuta undulata. 2n=18.

Typus: *T. daleshampii* (Ten.) Janch.

1. Вторичные ребра мерикарпиев прямые . . . . . . 7. *T. daleshampii*.
+ Вторичные ребра мерикарпиев гребенчато-морщинистые . . . . 8. *T. guicciardii*.

7. *T. daleshampii* (Ten.) Janch. 1908, Österr. Bot. Zeitschr. 58 : 298. — *Meum daleshampii* Ten. 1811, Fl. Nap. Prodr. pg. XIX. — *Rumia frigida* Boiss. et Heldr. 1859, in Boiss., Diagn. Pl. Or. ser. 2, 6 : 77. — *Trinia frigida* (Boiss. et Heldr.) Drude, op. cit.

Typus: «Dalesh. 1587, Hist., 1 : 749, ic.» (протолог).

На горных каменистых склонах, известковых обнажениях в субальпийском и альпийском поясах.

Италия (Центральные Аппенины — провинции Акуила, Салерно, гора Амаро, Южные Аппенины — горы Монте-Поллино, Вольтурино), Греция (п-ов Пелопоннес, провинции Эпир, Фессалия, Македония), Албания.

8. *T. guicciardii* (Boiss. et Heldr.) Drude, op. cit. — *Rumia guicciardii* Boiss. et Heldr., op. cit.

Typus: «In cacumine montis Kytheron Beotiae, n° 3192, 30 V 1856, Guicciardi et Heldreich» (holo. G!; iso. K!P!).

На сухих склонах, разреженных еловых лесах в субальпийском и альпийском поясах.

Греция (горы Кифайрон, Геликон, Каравула, Цитка, Парнес). Эндемик.

Растения в цветущем состоянии трудно отличимы от *T. daleshampii* и в гербарном материале нередко смешиваются.

В заключение приношу искреннюю благодарность А. Л. Тахтаджяну, С. К. Черепанову и Н. Н. Цвелеву за ценные советы и методические указания.

ЛИТЕРАТУРА

Шишкин Б. К. (1950). Зонтичные. «Флора СССР», XVI. — Bieberstein M. (1819). Flora Taurico-Caucasica, III. — Fischer K., L. Treviranus. (1819). Index seminum Horti Vratislava. — Waldstein F., M. Kitaibel. (1802). Descriptiones et Icones plantarum rariorum Hungariae, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 II 1978.

Т. Г. Буч, В. Д. Швыдкая

SESBANIA SCOP. (*FABACEAE*) — НОВЫЙ РОД, НАЙДЕННЫЙ ВО ФЛОРЕ СССР

T. G. BUTCH, V. D. SHVYDKAYA. *SESBANIA* SCOP. (*FABACEAE*) — A NEW GENUS DETECTED IN THE USSR FLORA

Впервые для флоры СССР приводится род *Sesbania* Scop. и адвентивный вид *Sesbania exaltata* (Raf.) Cory, собранные в 1973 и 1976 гг. на полях и на территории животноводческих ферм в Уссурийском р-не Приморского края.

При обследовании засоренности полей Приморского края комплексной экспедицией Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР и Приморской пограничной государственной инспекции по карантину растений 28 IX 1976 г. близ с. Кондратеновка Уссурийского р-на на полях питомника ягодных кустарников были обнаружены необычные для флоры советского Дальнего Востока растения с сильным неприятным запахом в фазе бутонизации. Такие же растения, 10—12 см высоты, были собраны в тот же день, но в фазе вегетации на буртах навоза у автодороги вблизи с. Кондратеновка и на территории животноводческой фермы на месте навозного бурта. Следует отметить, что еще в сентябре 1973 г. подобного же вида растения были собраны В. Д. Швыдкой в загонах животноводческих ферм и на буртах навоза в селах Воздвиженка и Глуховка того же района. Во всех перечисленных пунктах новые растения были представлены единичными экземплярами в фазе вегетации или бутонизации, несмотря на поздние сроки сбора (конец сентября—октябрь).

Установить принадлежность собранных растений к роду *Sesbania* Scop. сем. *Fabaceae* удалось по сводкам Бриттона и Броуна (Britton, Brown, 1936) и Абрамса (Abrams, 1944), а также по гербарию, хранящемуся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Найденные растения были определены нами как *Sesbania macrocarpa* Muhl. Однако в соответствии с более поздней сводкой Глисона (Gleason, 1952) этот вид следует называть *Sesbania exaltata* (Raf.) Cory.

Согласно Мельхиору (Melchior, 1964), род *Sesbania* Scop. относится к трибе *Astragaleae* (*Galegeae*), подтрибе *Robiniinae* и содержит 50 тропических и субтропических видов. Виллис (Willis, 1973) подтверждает данные Мельхиора о распространении 50 видов этого рода в тропических и субтропических зонах земного шара.

В отечественной литературе мы не нашли указаний о распространении видов сесбании на территории СССР (Флора СССР, т. XI, 1945; Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966; Черепанов, 1973).

В Приморье этот вид попал вместе с соей, ввозимой из США, отходы которой скармливались скоту, а навоз вносился на поля или хранился на фермах.

В связи с тем, что в отечественных сводках описание сесбании рослой отсутствует, приводим краткую характеристику этого вида, составленную на основании анализа собранных образцов, с учетом данных Абрамса (Abrams, 1944) и Глисона (Gleason, 1952).

Sesbania exaltata (Raf.) Cory, 1936, Rhodora, 38, 455 : 406. — *Darwinia exaltala* Raf., 1817, Fl. Ludov. : 106. — *Sesban exaltatus* (Raf.) Rydb., 1924, North Amer. Fl. 24, 4 : 204. — *Sesbania macrocarpa* Muhl., 1813, Cat. : 65.

Однолетнее травянистое растение. Стебель прямой, бороздчатый, 15 (20)—100 см высоты, 1.2—1.5 см в диаметре. Листья непарноперистые, 20—25 см дл., с 20—25 парами продолговато-ланцетных листочков. Листочки 10—20 мм дл., 3—4 мм шир., с шиловидно выступающей средней жилкой на тупой верхушке. Цветки желтые, 1.2—1.5 см дл., 0.7—0.8 см шир., собраны в рыхлые малоцветковые кисти, расположенные в пазухах листьев. Чашечка пятизубчатая, с равными треугольными



Sesbania exaltata.

а — генеративный побег (1/5 натуральной величины); *б* — цветок (натуральная величина); *в* — боб (×2), *г* — семя (×20).

долями. Парус округлый или почкообразный, с коротким ноготком. Крылья с короткими ноготками, продолговато-обратнояйцевидные, неясно ушковидные. Лодочка согнутая, вверх направленная, у основания с ушками. Боб плоский, многосемянный, с поперечными перетяжками между семенами, 10—15 см дл., 0.5—0.6 см шир., с шиловидным столбиком на верхушке и остающейся чашечкой. Семя продолговато-эллиптическое, 4—6 мм дл., 2—3 мм шир., с округлым боковым рубчиком в углублении; поверхность слабо блестящая, чаще матовая; окраска зеленовато-коричневая, с черными штрихами. Собранные растения хранятся во Владивостоке (VLA) и Ленинграде (LE) (см. рисунок).

Наблюдения, проведенные за сесбанией рослой, показывают, что этот заносный сорняк в условиях Приморского края вступает в генеративную фазу лишь во второй половине сентября, не успевая завязать семена до наступления заморозков. Следовательно, ожидать широкого распространения его в Приморье, по-видимому, не приходится.

ЛИТЕРАТУРА

Флора СССР, т. XI (1945). — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья.— Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Abrams L. (1944). Illustrated Flora of the Pacific States, 2. — Britton N. L., H. A. Brown. (1936). An Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and British Possession, 2. — Gleason H. A. (1952). The new Britton and

Brown. Illustrated Flora of the Northeastern United States and Adjacent Canada, 2. — Melchior H. (1964). A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. — Willis J. (1973). A Dictionary of the flowering Plants and Ferns, ed. 8.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Приморская пограничная государственная
инспекция по карантину растений,
Владивосток.

Получено 8 VIII 1977.

УДК 581.9 (477.41)

М. И. Котов

ИЗМЕНЕНИЯ ВО ФЛОРЕ г. КИЕВА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 200 ЛЕТ

M. I. KOTOV. CHANGES IN FLORA OF THE KIEV-CITY AND THE ENVIRONS IN THE PERIOD OF THE LAST 200 YEARS

Прослежены изменения во флоре г. Киева и в его окрестностях на основании изучения растений старых и новых сборов, хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, в том числе прежних исследователей этой территории — В. Г. Бессера, А. С. Роговича, В. В. Монтрезора, Е. Р. Траутфеттера, И. К. Пачоского, И. Ф. Шмальгаузена и на основании личных наблюдений автора за последние 40 лет. Для территории г. Киева и его окрестностей указано 1410 видов дикорастущих высших споровых и цветковых растений. Из них 26 видов в настоящее время уже исчезли полностью, а 36 находятся на грани исчезновения. Больше не встречаются и прежде очень редкие для Киева растения: *Linnaea borealis* L., *Cypripedium calceolus* L. и др.

До 1915 г. в Киеве и в его окрестностях произрастало 111 видов адвентивных растений. В период 1916—1945 гг. количество их увеличилось до 143, а после 1946 г. — до 158 видов. Однако 15 видов ранее указанных адвентивных растений теперь не найдены. В большом количестве на данной территории произрастают многие американские растения. Особенно обильны *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen., *Xanthium albanum* (Widd.) H. Schult., *X. riparium* Itz. et Hertsch., *Galinsoga parviflora* (L.) Gaert. и *Amaranthus blitoides* S. Wats. Очень редкими являются *Sisyrinchium bermudiana* L. и карантинные сорняки *Ambrosia artemisifolia* L. и *Commelina communis* L.

Территория Киева постепенно увеличивалась, особенно после 1934 г. В настоящее время в черту города вошли новые районы, которые в первой половине нашего столетия были окрестностями Киева. Наиболее старые сборы с этих территорий имеются в гербарии Бессера (Besser, 1822), состоящего из 9000 гербарных листов. В нем имеются растения, собранные в 30—40-х годах XIX столетия в Киеве и его окрестностях. Позднее флору этого района изучали Траутфеттер, Рогович, Монтрезор и Шмальгаузен, опубликовавший две работы: «Флора юго-западной России» (1886) и «Флора Средней и Южной России» (1895—1897). В гербарии Шмальгаузена имеются сборы его ассистента Пачоского, который также является автором капитального труда «Флора Полесья и прилегающих местностей» (1897—1900). Из работ, изданных позднее, можно указать сводку А. И. Барбарича (1955) «Флора и растительность Полесья Украинской ССР», в которой впервые опубликованы карты географического распространения редких и полезных растений Полесья.

В других флористических работах даны фрагментарные сведения о растениях Киева и его окрестностей (Васильев-Яковлев, 1915; Зеров, Оксиюк, 1924; Семенкевич, 1925; Котов, 1941; Бортняк, 1962). Отдельные указания о растениях можно найти также во «Флорах» и «Определителях»: «Флоре УРСР», I (1935), «Визначнику рослин України» (1935),

«Флоре УССР» (1936—1965), «Флоре СССР» (1937—1964), тт. I—XXX, «Визначнику рослин УРСР» (1950).

Сведения о сорных и адвентивных растениях приводятся в сводках: «Бур″яни УРСР, заходи боротьби з ними та ілюстрирований їх визначник» (1937) и в «Бур″яни України» (1970).

Адвентивные растения г. Киева и его окрестностей хорошо изучены. Сведения о них также можно найти в публикациях М. И. Котова (1921, 1926, 1927а, б, 1945, 1949, 1961, 1974), П. Ф. Оксиюка (1924), М. И. Малюшицкой (1949), В. В. Протопоповой (1965, 1973) и др. В 1965 г. опубликована работа Котова об изменениях во флоре и растительности УССР за последние 100 лет под влиянием хозяйственной деятельности человека. В данной статье излагаются обнаруженные изменения флоры только Киева и его окрестностей за более длительный срок — 200 лет.

В дальнейшем при описании изменений во флоре мы будем представителей местной флоры и адвентивные виды рассматривать отдельно.

Сначала рассмотрим виды местной флоры. Среди них к настоящему времени можно считать исчезнувшими 27 видов: *Adonis vernalis* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Betula humilis* Schrank, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *B. multifidum* (L. G. Gmel.) Rupr., *B. virginianum* (L.) Sw., *Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parl., *Carex humilis* Leyss., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Cypripedium calceolus* L., *Daphne cneorum* L., *D. mezereum* L., *Equisetum telmateja* Ehrh., *Galanthus nivalis* L., *Juniperus communis* L., *Linnaea borealis* L., *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Melica picta* C. Koch, *M. transsylvanica* Schur, *Ophioglossum vulgare* L., *Phegopteris connectilis* (Michx) Watt., *Polypodium vulgare* L., *Salix lapponum* L., *Sempervivum hirtum* Jusl., *Stipa borysthenica* Klok. et Prokud. и *S. capillata* L.

Целый ряд видов из этого списка исчезли недавно, известны и причины исчезновения некоторых из них. Например, еще недавно в пределах Киева проходила восточная граница ареала *Cerasus avium*. В 1939 г. автором был собран вид *Cypripedium calceolus* в Дарнице у Рыбного озера. Сейчас эта территория находится в черте города. В том же году были собраны *Galanthus nivalis* (в Голосеевском лесу), который стал «жертвой» сборов на букеты, и *Stipa borysthenica* (в курорте Пуща Водица). Хвощ *Equisetum telmateja* недавно рос на правом склоне Днепра в пределах города; *Linnaea borealis* в 1915 г. была собрана Васильевым-Яковлевым в лесу Пуща Водица. Эти два вида исчезли в 1960-х годах в связи с застройкой территории. *Sempervivum hirtum* еще в 1956 г. произрастал в большом количестве в Старосельском заповеднике. В настоящее время эта территория занята Киевским морем.

Многие виды, по нашим наблюдениям, находятся на грани исчезновения: *Acer tataricum* L., *Aldrovanda vesiculosa* L., *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Cephalanthera longifolia* (Huds.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich., *Dactylorrhiza sambucina* (L.) Soó, *Drosera anglica* Huds., *D. intermedia* Hayne, *D. rotundifolia* L., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Gentiana cruciata* L., *Geranium phaeum* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *G. odoratissima* (L.) Rich., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Iris hungarica* Waldst. et Kit., *I. sibirica* L., *Lilium martagon* L., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Orchis militaris* L., *O. morio* L., *Ornithogalum gussonei* Ten., *Pulsatilla grandis* Wend., *P. wolfgangiana* Bess., *Pyrola rotundifolia* L., *Salix depressa* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Scheuchzeria palustris* L., *Sempervivum ruthenicum* (Koch) Schnittsp. et Lehm., *Traunsteinera globosa* (L.) Reichb.

Надо выделить виды, подвергающиеся особенно большой опасности исчезновения. Это раннецветущие растения, такие как *Convallaria majalis* L., *Scilla bifolia* L., *Anemone nemorosa* L., *A. sylvestris* L., *Pulsatilla latifolia* Rupr., *P. nigricans* Störck., *P. ucrainica* (Ugr.) Wissjul., *Dentaria quinquefolia* M. B., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., ягодные — *Oxycoccus quadripetalus* Gilib., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *V. uligino-*

sum L. Причина их исчезновения связана с чрезмерным сбором на букеты у первых и массовым сбором ягод у вторых.

Далее остановимся на адвентивных растениях. М. М. Бортняк (1976) указывает для Киевской обл. 132 вида занесенных растений, но списка их не приводит. Из этого числа 90 видов являются адвентивными для всей территории УССР и 42 вида — для Киевской обл., за пределами которой они встречаются как аборигены преимущественно на крайнем юге УССР. Мы приводим для Киева и его окрестностей 173 вида адвентивных растений (включая 15 видов, в настоящее время отсутствующих). В этом списке — 146 видов общих для всей УССР и 27 — для Киева и его окрестностей. В распространении адвентивных растений большую роль сыграли коммуникации (железные дороги, морской и речной транспорт).

В сознательной интродукции новых деревьев и кустарников большую роль играет необходимость озеленения городов, сел и населенных пунктов. В окрестностях Киева одичали также культурные растения, такие, например, как *Robinia pseudacacia* L., *Acer negundo* L., *Syringa vulgaris* L., *Berberis vulgaris* L. и др. Некоторые травянистые растения (например, *Veronica persica* Poir.) распространились из ботанических садов и появились на новых местах как адвентивные растения. Так, *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. распространилась из Киевского ботанического сада еще в XIX в. (Рогович, 1869; Котов, 1921, 1927б) и сейчас растет почти по всей Украине и за ее пределами. Распространение шло по железным дорогам. Из адвентивных растений, появившихся до 1915 г., укажем следующие 110 видов: *Abutilon theophrastii* Medic. — одичало; *Acorus calamus* L., *Alyssum desertorum* Stapf; *Amaranthus caudatus* L. — одичало; *A. lividus* L., *A. paniculatus* L., *A. retroflexus* L., *Anchusa gmelinii* Ledeb., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski; *Aquilegia vulgaris* L. — одичало; *Armoracia rusticana* (Lam.) Gaertn., Mey. et Schreb. — одичало; *Arrhenatherum elatius* (L.) Mert. et Koch — одичало; *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit.; *Asclepias syriaca* L. — одичало; *Avena fatua* L. — одичало; *Bellis perennis* L. — одичало; *Borago officinalis* L. — одичало; *Brassica napus* L. — одичало; *B. nigra* (L.) Koch — одичало; *B. rapa* L., *Bromus mollis* L., *B. squarrosus* L.; *Bryonia alba* L. — одичало; *Camelina glabrata* (D. C.) Fritsche ex N. Zing. — одичало; *C. microcarpa* Andrz.; *C. pilosa* N. Zing. — одичало; *Cannabis ruderalis* Janisch., *Cerastium arvense* L., *Chenopodium vulgaris* L., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Cichorium intybus* L., *Corispermum nitidum* Kit., *Crepis biennis* L., *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen., *Cuscuta epithymum* Murr., *Datura stramonium* L.; *Dianthus barbatus* L. — разводится и дичает; *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Dipsacus sylvester* Huds., *Elodea canadensis* Rich., *Eragrostis minor* Host, *E. pilosa* (L.) Beauv., *Erigeron canadensis* L., *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér.; *Eruca sativa* Lam.; *Erysimum cheiranthoides* L., *Euphorbia helioscopia* L., *E. peplus* L., *Fumaria schleicheri* Soy.-Willem, *F. vaillantii* Loisel., *Geranium bohemicum* L., *G. columbinum* L., *G. divaricatum* Ehrh., *G. molle* L., *G. pyrenaicum* Burm., *Glaucium corniculatum* (L.) Curt., *Hieracium prussicum* Naeg. et Peter, *Iberis amara* L., *I. umbellata* L., *Impatiens parviflora* DC.; *Kochia scoparia* (L.) Schrad.; *Lepidium sativum* L. — разводится и дичает; *Lepidotheca suaveolens* (Pursch) Nutt., *Lolium perenne* L., *L. remotum* Schrank, *L. temulentum* L.; *Lychnis chalcedonica* L. — разводится в цветниках и дичает; *Malva excisa* Reichb., *M. sylvestris* L.; *Matricaria recutita* L. — разводится и дичает; *Matthiola incana* R. Br. — разводится и дичает; *M. oxyceras* DC. — разводится в цветниках и дичает; *Oenothera biennis* L., *Orobanche cumana* Wallr., *O. ramosa* L., *Oxalis corniculata* L., *O. fontana* Bunge, *O. stricta* L., *Panicum sanguinale* L., *Papaver dubium* L., *Phacelia tanacetifolia* Benth. — разводится и дичает; *Potentilla anserina* L., *P. norvegica* L., *Psilonema calycinum* (L.) C. A. Mey., *Pulicaria prostrata* (Gilib.) Aschers., *Pyrethrum parthenium* (L.) Smith — разводится и дичает; *Raphanus raphanistrum* L.; *R. sativus* L. — разводится и дичает; *Reseda lutea* L.; *Rudbeckia laciniata* L. — разводится и дичает; *Rumex domesticus* Hortm. — одичало; *Salsola iberica* Sennen et Pau (*S. kali*

auct. non L.), *Sambucus ebulus* L.; *Saponaria officinalis* L. — разводится и дичает; *Sclerochloa dura* (L.) Beauv., *Senecio vulgaris* L., *Setaria verticillata* (L.) Beauv., *Silene dichotoma* Ehrh., *Sinapis alba* L. — разводится и дичает; *S. arvensis* L., *S. dissecta* Lag. — разводится и дичает; *Sisymbrium altissimum* L., *S. officinale* (L.) Scop., *Stenactis annua* Nees, *Verbascum blattaria* L., *Veronica cymbalaria* Bod., *V. didyma* Ten., *V. hederifolia* L., *V. persica* Poir., *Xanthium spinosum* L., *X. strumarium* L.

Адвентивные растения, появившиеся в 1916—1945 гг., составляют список из 32 видов: *Amaranthus albus* L., *A. blitoides* S. Wats. — собран впервые в европейской части СССР Котовым в Харькове на насыпи железной дороги (Котов, 1927а), теперь этот вид широко распространился в европейской части СССР. В Киеве также впервые собран Котовым в 1945 г.; *Ambrosia artemisifolia* L. — агроном Кригер в 1914 г. разводил ее как лекарственное и эфирномасличное растение недалеко от ст. Кудашевки (ныне Щорского р-на Днепропетровской обл.), откуда оно распространилось и стало карантинным сорняком, для Киева впервые указано Котовым (1949); *Artemisia annua* L., *Barkhausia rhoeadifolia* (Bieb.) Reichb., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Centaurea diffusa* Lam., *Cuscuta campestris* Yunck., *C. lupuliformis* Krock., *Dracocephalum thymiflorum* L., *Erysimum repandum* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *Galinsoga parviflora* Cav., *Hibiscus trionum* L., *Hyoscyamus pallidus* Kit., *Juncus tenuis* Willd., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Lappula patula* (Lehm.) Aschers. ex Guerke, *Lepidium campestre* (L.) R. Br., *L. perfoliatum* L., *Oenothera hoelscheri* Renner ex Rostanski, *O. rubricaulis* Klobahn, *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Swett, *Phytolacca americana* L., *Rapistrum perenne* (L.) All., *R. rugosum* L., *Sicyos angulata* L., *Silene gallica* L., *Sisymbrium volgense* Bieb., *Sisyrinchium bermudiana* L. (*S. angustifolium* Mill.), *Thladiantha dubia* Bunge — одичало; *Xanthium albanum* (Widder) H. Schult. — в Киеве впервые указан Котовым в 1945 г.

Из адвентивных видов, появившихся после 1946 г., можно указать 15 видов: *Anthriscus longirostris* Bertol.; *Bidens melanocarpus* Wieg. — собрано впервые в Киеве в 1971 г. Корнасом, позднее (в 1974 г.) — Бортняком в Киевской обл., Обуховском р-не у с. Тащенак (Бортняк, 1976); *Commelina communis* L. — разводится в Киевском цветоводстве и дичает; *Diplotaxis tenuifolia* (L.) D. C. — собрано в 1967 г. Котовым в Киеве на речном вокзале; *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray; *Galinsoga quadriradiata* Ruiz.; *Grindelia squarrosa* (Pursch) Dun. — впервые собрана в Киеве в 1976 г. О. И. Осетровой на территории базара, на территории УССР впервые собрана Г. И. Биликом (1950). Теперь она широко распространилась в Харьковской, Днепропетровской, Донецкой, Кировоградской и Херсонской областях и стала карантинным сорняком (Білик, Ткаченко, 1977). Разводилась в качестве лекарственного и эфирномасличного растения, затем одичала; *Helianthus petiolaris* Nutt., *H. tomentosus* Michx. — разводятся в Киевском цветоводстве и дичают в большом количестве; *Impatiens roylei* Walp. — разводится в Киевском цветоводстве и в парках, легко дичает; *Poterium sanguisorba* L. — собрана у Быковни за Дарницей (Бортняк, 1976); *Sedum reflexum* L. — разводится в цветниках и дичает; *Senecio viscosus* L. — собран Клоковым в Ирпене на железной дороге; *Tribulus terrestris* L.— собран Клоковым в Дарнице на железной дороге; *Xanthium riparium* Itz. et Hertsch. — впервые в Киеве собран в 1948 г. Котовым.

Из растений, появившихся в разное время, но позднее не найденных, укажем 14 видов: *Adonis annua* L. — в Киеве был собран в прошлом веке Шмальгаузеном; *A. aestivalis* L. — в Киеве собран в 1922 г. Матюшенко (Оксиюк, 1924); *Bupleurum rotundifolium* L. — в Киеве был найден в прошлом веке Шмальгаузеном; *Capsella rubella* Reut. — в Киеве у дорог после войны в 1945 г. обнаружен Котовым; *Caucalis lappula* (Web.) Grande — в Киеве собран Семенкевичем (1925); *Echium plantagineum* L. — указан Котовым (1926) на железной дороге вблизи ст. Дарница; *Erucastrum armoracioides* Czern. — известен из сборов Семенкевича (1925) на железной дороге в Киеве; *Gypsophila perfoliata* L. — собран в 1960 г. Бортняком

в Киеве у платформы Левый берег; *Hieracium rojowskii* Rehm. — собран Шмальгаузеном в Киеве; *Hordeum leporinum* L. — собран на ст. Киев-Московский (Семенкевич, 1925); *Isatis tinctoria* L. — хранится в гербарии В. М. Черняева в Институте ботаники АН УССР, собран в прошлом веке; *Messerschmidia sibirica* (L.) L. — собран Клоковым на железной дороге у ст. Ирпень; *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. — собран в Киеве в прошлом веке Шмальгаузеном; *Typha laxmannii* Lepech. — собран в Киеве у сельскохозяйственной выставки в 1971 г. в канаве, после ее осушения растение исчезло (Бортняк, 1976).

Динамика количественного соотношения дикорастущих растений природной флоры и адвентивных растений в г. Киеве беспрерывно меняется. Площадь города быстро растет за счет застройки прилегающих окрестностей. Транспортные пути города все возрастают, поэтому следует ожидать появления в городе новых адвентивных растений, произрастающих не только на ближайших, но и отдаленных территориях.

ЛИТЕРАТУРА

Барбарич А. І. (1955). Флора і рослинність Полісся Української РСР. В кн.: Нариси про природу і сільське господарство Українського Полісся. Киев.— Білик Г. І. (1950). Нова адвентивна рослина для флори УРСР — гринделія розчепірена — *Grindelia squarrosa* (Pursch) Dun. Бот. ж. АН УРСР, 7, 2.— Білик Г. І., В. С. Ткаченко. (1977). Нове місцезростання *Grindelia squarrosa* (Pursch) Dun. на Україні. Укр. бот. ж., 34, 1. — Бортняк М. М. (1962). До поширення деяких нових та маловідомих для Київського Полісся рослин. Укр. бот. ж., 19, 3. — Бортняк М. М. (1976). Нотатки про адвентивну флору Київської обл. Укр. бот. ж., 33, 6. — Васильев-Яковлев С. Н. (1915). О флоре Киевского городского леса. Лесн. ж., 8—9.— Зеров Д. К., П. Ф. Оксіюк. (1924). Нові знахідки *Equisetum maximum* Lam. на Україні. Укр. бот. ж., 2. — Котов М. І. (1921). До питання про те, як поширюються тепер рослини на Україні заносами. Укр. бот. ж., 1, 1—2. — Котов М. І. (1926). Географічне дослідження рослинності на території залізниць України. Тр. сільськ.-госп. бот., 1,2 — Котов М. И. (1927а). Новые материалы к флоре Харьковского округа. Наук. зап. Харк. н.-д. катедри бот., 1.— Котов М. И. (1927б). О распространении *Iva xanthifolia* Nutt. на Украине. Ж. русск. бот. общ. 12, 1—2. — Котов М. І. (1941). Рослинність і флора заповідника Гористе і його околиць. В кн.: Природа заповідника Гористе, 1. Киев. — Котов М. И. (1945). О нахождении в Киеве адвентивного карантинного сорняка *Amaranthus blitoides* S. Watson. Бот. ж., 30, 4. — Котов М. И. (1949). Адвентивные растения в УССР. Бот. ж. АН УРСР, 6, 1. — Котов М. І. (1961). Нові відомості про поширення комеліни звичайної на Україні. Укр. бот. ж., 8, 1. — Котов М. І. (1965). Зміни у флорі і рослинності УРСР за останнє 100-річчя під впливом господарської діяльності людини. В кн.: Матер. III з''їзду Укр. бот. товар., Киев. — Котов М. И. (1974). Новые адвентивные виды *Oenothera* L. в европейской части СССР. Бот. ж., 59, 4.— Малюшицька М. І. (1949). Адвентивна флора. м. Киэва. В кн.: Біол. зб., 4. Киев. — Оксиюк П. Ф. (1924). До питання про поширення адвентивних рослин на Україні. Наук. зап. н.-д. катедри бот., 2. Киев.— Пачоский И. К. (1897—1900). Флора Полесья и прилегающих местностей (1897), 1—3, 27; (1889), 29, 1; (1900), 30, 3. Тр. С.-Петерб. общ. естествоисп. — Протопопова В. В. (1965). Адвентивні рослини Лісостепу і Степу України. Укр. бот. ж., 22, 3. — Протопопова В. В. (1973). Адвентивні рослини лісостепу і степу України. Киев. — Рогович А. С. (1869). Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. — Семенкевич Ю. М. (1925). Деякі доповнення до флори околиць Киева. Вісн. Київськ. бот. саду, 3. — Шмальгаузен И. Ф. (1866). Флора юго-западной России, т. е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей. Руководство для определения семенных и высших споровых растений. — Шмальгаузен И. Ф. (1895—1897). Флора Средней и Южной России, 1—2. — Besser W. (1822). Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia gub. Kijoviensi, Bessarabia, cis Tyraica et circa Odessam collectarum simul cum observationibus in primatiis florae Galiciae austriaceae. In: Pam. Farmac. Wilenski, Vilnae.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР,
Киев.

Получено 28 I 1977.

УДК 633.2.03.633.584.4 |.5 : 631.552 (574.5)

О. М. Демина

ИЗМЕНЕНИЯ ТРОСТНИКОВЫХ ЛУГОВ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ИХ В КАЧЕСТВЕ СЕНОКОСОВ В НИЗОВЬЯХ РЕК ЮЖНОГО КАЗАХСТАНА

O. M. DEMINA. CHANGES IN REED MEADOWS USED AS HAY MEADOWS IN THE LOWER COURS OF SOUTH KAZAKHSTAN RIVERS

Установлена зависимость изменения ботанического состава и урожайности тростниковых сообществ от продолжительности и глубины паводковых затоплений и сельскохозяйственного использования (скашивания), а также выяснены причины быстрой деградации тростника при ежегодном отчуждении надземной зеленой массы.

Тростниковые луга изучались нами с 1964 по 1975 г. при маршрутных геоботанических работах в низовьях рек Чу, Или, Таласа и на стационаре, расположенном на Фурмановских разливах низовья р. Чу. Исследования показали, что на разливах рек Южного Казахстана тростниковые луга наиболее типичны и широко распространены (Демидовская и др., 1964); в луговом типе растительности им принадлежит 70—90% площади (Демина, 1971а, 1975а). Однако к 1975 г. их площадь резко сократилась (до 10—15%), что связано с интенсивным использованием тростников с начала 60-х годов для заготовки сена.

Выяснение причин быстрой деградации тростниковых лугов, а местами их полного исчезновения при ежегодном скашивании явилось одной из задач стационара (Демина и др., 1971). На стационаре исследовались главным образом луговые фитоценозы, причем большее внимание уделялось сообществам тростника обыкновенного[1] *Phragmites communis* Trin.[2] Сообщества изучались с 1966 по 1975 гг. Наблюдения велись в условиях, различных по режиму затопления, причем как на косимом, так и на некосимом фонах; в последнем случае на специально огороженных участках (10×10 м), исключающих выпас и сенокошение. Сообщества ежегодно детально описывали, при этом учитывали их урожайность в период максимального развития травостоя. При описаниях обилие видов оценивали по шкале Друде, урожай определяли методом укосных площадок. Площадки размером в 1 м^2 закладывали в 5-кратной повторности; травостой срезали на высоте 8 см. Урожай учитывали по видам в воздушно-сухом состоянии.

Результаты исследований изложены в определенном порядке — вначале о сообществах, расположенных в длительно затапливаемой низкой пойме, затем о сообществах умеренного и кратковременного затопления средней поймы.[3] Характеризуются в основном сообщества за первые и

---

[1] Сообщества тростника обыкновенного мы относим, следуя А. П. Шенникову (1941), к подтипу болотистых лугов (Демина, 1971б), поскольку в исследованных нами условиях тростник проявляет себя как гигрофит. В весенние и раннелетние периоды наблюдается избыточное увлажнение, в беспаводковые периоды грунтовые воды опускаются до 100—320 см. В таких условиях тростник образует высокие и густые заросли, обильно плодоносит. Большинство видов, сопутствующих тростнику, гигрофиты и мезофиты. Отнести тростник к гидрофитам, как это делает Е. П. Матвеева (1975), не позволяет также его мощно развитая корневая система, превышающая в несколько раз по весу надземные органы (Янгалычева, 1974; Гуричева и др., 1975), что не типично для водных растений. При сопоставлении анатомического строения органов тростника со строением гигрофитных, мезофитных и ксерофитных злаков В. Г. Николаевский (1966) приходит к выводу, что тростник относится к ксерогигрофитам. Исходя из изложенного, мы не можем согласиться с замечанием Е. П. Матвеевой (1975, с. 1209), что исследованные нами тростниковые сообщества следует относить к формации гидрофитов, а не к лугам, как это сделано в настоящей работе и в книге «Луга Южного Казахстана» (1974).

[2] Названия видов даны по «Флоре Казахстана» (I—IX, 1956—1966).

[3] В пойменной части Фурмановских разливов хорошо различаются в геоморфологическом отношении три разновозрастных ступени — низкая, средняя и высокая. Низкая пойма — это область наибольшего разлива паводковых вод, средняя затапли-

последние годы исследований, а также за годы с малыми и большими паводками.

Растительный покров низкой поймы в начале исследований был представлен зарослями тростника — густыми и высокими (до 600 см) в пониженных (прирусловых) участках, более разреженными и низкими (до 250 см) — на остальной территории; первые не выкашивались, вторые ежегодно выкашивались начиная с 1964 г. В данных условиях изучались два тростниковых сообщества — монодоминантное и с участием гигрофильного разнотравья в нижнем ярусе.

Монодоминантное тростниковое сообщество исследовалось с 1971 г. Расположено оно в прирусловой части поймы, затапливаемой ежегодно до конца июня или июля глубоким слоем воды — до 120 см. В беспаводковый период грунтовые воды опускались до 100—140 см. Почва в сообществе иловатая (переходная к торфянистой), по механическому составу тяжелая (глина по всему профилю), в поверхностном слое слабо засолена (сумма солей на глубине 0—10 см не превышает 0.2—0.3%).[4]

В первый год исследования сообщество представляло густую заросль тростника высотой до 400—500 см. Урожай был около 200 ц/га. В этом же году тростник был скошен. На следующий год заросль была изреженной, обилие тростника не превышало отметки cop.$_1$, высота — 250 см. Урожай снизился до 111 ц/га, причем 3% урожая по весу составило разнотравье, появившееся после скашивания. В последующие годы тростник еще более деградировал, разнотравье, напротив, пышно разрасталось. Так, в 1973 г. обилие тростника — sp., высота не более 130 см; разнотравье образует сомкнутый нижний ярус высотой 80—90 см. Преобладают гигрофиты — частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* L. (обилие cop.$_3$), сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L. (cop.$_1$), клубнекамыш морской *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (cop.$_1$), болотница толстая *Heleocharis crassa* Fisch. et Mey. (cop.$_1$) и болотница редкозубчатая *H. paucidentata* Zinserl. (sp.). Урожай 34 ц/га, тростника в нем — 48%, частухи — 40%. В 1974 г. доминирует частуха подорожниковая, тростник единичен, высота его не превышает яруса разнотравья — 80 см. В 1975 г. паводковые воды сошли очень рано — в мае. В результате рост и развитие гигрофитов были заметно угнетены. Высота их не превышала 40—60 см, размещение неравномерное, обилие sp.—cop.$_2$. На участках с разреженным травостоем появились однолетние сорные растения — дурнишник обыкновенный *Xanthium strumarium* L., марь белая *Chenopodium album* L. и др. Доминантом сообщества остается частуха подорожниковая, тростник полностью выпадал из травостоя. Урожай 25 ц/га, в нем 70% принадлежит частухе и 20% — дурнишнику.

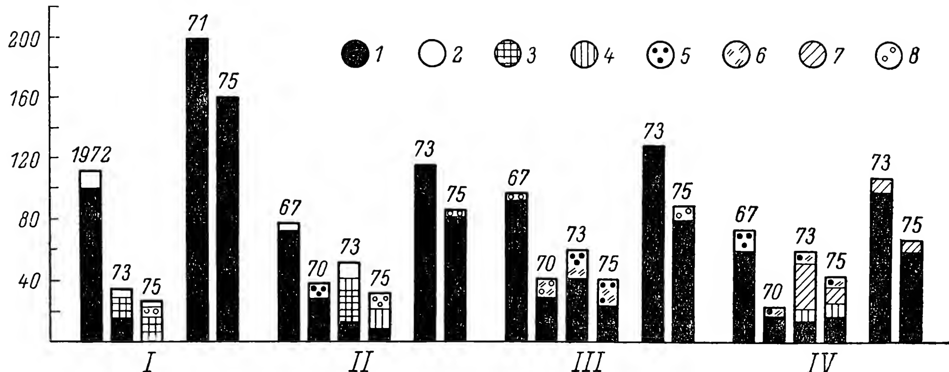
Таким образом, монодоминантное тростниковое сообщество длительного и глубокого затопления сменилось через четыре года сообществом частухи подорожниковой. Урожай снизился за эти годы от 200 до 25 ц/га.

На некосимом участке сохранилась тростниковая заросль, лишь несколько меньшей была ее урожайность в 1975 г. (см. рисунок, *I*).

Тростниковое с участием гигрофильного разнотравья сообщество исследовалось с 1967 г. Расположено в ежегодно затапливаемой обычно до середины июня—начала июля средней части низкой поймы; глубина затопления 40—80 см. Грунтовые воды опускаются летом до 150—250 см. Почва лугово-болотная, по механическому составу тяжелая, слабо засолена. К началу исследований сообщество значительно деградировало, так как в течение трех предыдущих лет ежегодно скашивалось. Однако в 1967—1969 гг. тростник являлся доминантом сообщества, его обилие cop.$_3$, высота преобладающих побегов

вается не полностью и на более короткий срок, высокая пойма не затапливается и луга для нее не характерны (Орлова, Осина, 1963; Демина, 1970).

[4] Тип засоления почвы в данном сообществе и во всех последующих — хлоридно-сульфатный, кальциево-натриевый.



Урожайность тростниковых сообществ (ц/га).

Сообщества: *I* — тростниковое, *II* — тростниковое с участием гигрофильного разнотравья, *III* — тростниковое с участием мезофильного разнотравья, *IV* — разнотравно-тростниковое; *1* — *Phragmites communis*, *2* — гигрофильное разнотравье, *3* — *Alisma plantago-aquatica*, *4* — *Heleocharis paucidentata*, *5* — мезофильное разнотравье, *6* — луговые злаки, *7* — *Hordeum bogdanii*, *8* — *Xanthium strumarium*.

Левые столбики — урожайность косимых сообществ, *два правых* — некосимых.

100—120 см, единичных — 180—200 см. Для нижнего яруса характерно наличие гигрофильного разнотравья с преобладанием частухи подорожниковой; в первые годы обилие частухи — sp., высота 60 см, в многоводный 1969 год — $cop._2$ и 80 см соответственно. Урожай сообщества 80 ц/га;[5] участие разнотравья в 1967 и 1968 гг. не превышало 5% урожая, в многоводный год (1969) составило 30%.

В следующие годы (1970, 1971), характеризующиеся быстрым спадом паводковых вод (в конце мая), сообщество резко изменилось. Обилие тростника $cop._2$ (1970 г.) и $cop._1$ (1971 г.), высота не более 100 см. В нижнем ярусе (высотой 40 см) доминируют мезофиты: дубровник скордиевидный *Teucrium scordioides* Schreb., подорожник большой *Plantago major* L., дербенник прутовидный *Lithrum virgatum* L. и мята луговая *Mentha arvensis* L.; обилие первого вида $cop._1$, остальных — sp. Гигрофиты крайне угнетены, единичны. Урожай около 40 ц/га; разнотравье составило в 1970 г. 30% урожая, в 1971 г. — 50%. В годы длительных и умеренных затоплений (1972—1974) вновь разрастаются гигрофиты, урожай сообщества несколько повышается, но участие тростника в нем с каждым годом уменьшается. Так, в многоводный 1973 год урожай — 51 ц/га, однако тростника в нем только 23%; преобладает разнотравье — частуха (42%) и болотница (15%). В маловодный 1975 год в сообществе доминируют болотница редкозубчатая и дурнишник обыкновенный, причем болотница более обильна ($cop._3$) по пониженным участкам, дурнишник — по повышенным. Тростник и другие гигрофиты крайне угнетены, обилие их единичное (sol., sp.), высота разнотравья 10—15, тростника — 40—60 см. Урожай 31 ц/га; состоит на 50% из болотницы редкозубчатой, 30% — дурнишника и только 20% — тростника.

Таким образом, тростниковое с участием гигрофильного разнотравья сообщество менее длительного и глубокого затопления, чем предыдущее, сменилось через восемь лет сообществом болотницы редкозубчатой с участием дурнишника обыкновенного; тростник единичен и крайне угнетен. Урожай снизился за эти годы от 80 до 31 ц/га.

На участке, не выкашиваемом с 1968 г., восстановилось на следующий же год монодоминантное тростниковое сообщество. Высота тростника достигала в разные годы 200—270 см, урожай колебался от 100 до 120 ц/га. В 1975 г. он составил 85 ц/га, однако и в этот маловодный год тростнику принадлежало 89% урожая; из других видов более обильны (sp.) были частуха подорожниковая и дурнишник обыкновенный (см. рисунок, *II*).

[5] Урожай данного косимого сообщества и двух следующих определен в 1967—1970 гг. Э. И. Харламовой (1974).

Растительный покров средней поймы наиболее сложен и разнообразен (Демина, 1974а). Неодинаковы здесь и тростниковые луга в связи с неоднородностью условий местообитания и различной продолжительностью скашивания лугов. В данной работе приведена характеристика двух сообществ средней поймы — тростникового с участием мезофильного разнотравья и разнотравно-тростникового. Оба сообщества изучались с 1966 г., выкашивались хозяйствами с начала 60-х годов.

Тростниковое с участием мезофильного разнотравья сообщество ежегодно затапливалось до конца мая—начала июня, в маловодные годы (1970, 1971) — до начала—середины апреля, в последние годы (1974, 1975) — до конца мая путем дополнительного сброса воды на сенокосы из каналов. Глубина паводковых вод большую часть времени не превышала 10—30 см; грунтовые воды опускались летом до 270—300 см. Почва лугово-болотная, с преобладанием по профилю тяжелых фракций (суглинков и глин), в поверхностном слое слабо засолена (на глубине 0—10 см сумма солей составляла 0.2—0.4%).

В начале исследований (1966—1968 гг.) сообщество представляло почти «чистую» заросль тростника высотой 200—250 см, из разнотравья были отмечены (с обилием sol.—sp.) мята луговая, дербенник прутовидный, череда трехраздельная *Bidens tripartita* L. и другие мезофиты. Урожай около 100 ц/га, в нем разнотравья не более 2—5% (по весу). В последующие годы сообщество быстро деградирует: разрастается разнотравье, обилие и жизненность тростника снижаются. Так, в многоводный 1969 г. высота тростника 180 см, обилие $cop._3$, в маловодные годы (1970, 1971) — 120 и $cop._1$ соответственно. В нижнем ярусе доминируют в первый год гигрофильное разнотравье, во второй и третий — однолетние сорные виды (дурнишник обыкновенный, марь белая, горец развесистый *Polygonum patulum* M. B.). Урожай снизился до 87 (1969), затем — до 42 ц/га (1970), участие разнотравья повысилось от 10 до 20%. За последние три года сорные виды почти полностью исчезают из травостоя, характерными становятся мезофильное разнотравье и луговые злаки, обилие последних с каждым годом увеличивается. Так, в 1975 г. обилие тростника не превышает $cop._1$, высота — 110 см. Из разнотравья наиболее характерны люцерна хмелевидная *Medicago lupulina* L. (обилие $cop._1$) и дербенник прутовидный (sp.), из злаков — вейник наземный *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth ($cop._1$), пырей ползучий *Agropyron repens* (L.) P. B. Agrost. (sp.) и ячмень Богдана *Hordeum bogdanii* Wilensky (sp.); высота люцерны 40, злаков — 70—80 см; размещение последних неравномерное. Урожай, несколько повысившийся в 1973 г. (60 ц/га), снова снизился до 42 ц/га, тростника в нем 60, злаков — 10%.

Итак, тростниковое с участием мезофильного разнотравья сообщество сменилось через девять лет в условиях умеренного затопления злаково-разнотравно-тростниковым. Урожай снизился от 100 до 42 ц/га; бо́льшую часть урожая во все годы составляет тростник.

На участке, не выкашиваемом с 1967 г., восстановилось на следующий же год монодоминантное тростниковое сообщество с урожаем 130 ц/га (1973 г.). В маловодные годы урожай 87 ц/га (1970 г.) в нем 5% сорных видов, в 1975 г. соответственно 90 ц/га и 11% (см. рисунок, *III*).

Разнотравно-тростниковое сообщество ежегодно затапливалось на короткий срок до середины—конца апреля, в маловодные годы (1970, 1971) — до конца марта; с 1973 г. сообщество оказалось в условиях умеренного затопления — паводковые воды поддерживались на поверхности почвы системой каналов до конца мая. Глубина воды бо́льшую часть времени не превышала 15 см. Грунтовые воды опускались до 270—320 см. Почва лугово-болотная, с преобладанием по профилю тяжелых фракций (суглинков и глин), засолена (в слое 0—10 см сумма солей 0.4—0.8%).

Сообщество к началу исследований значительно деградировало, так как с 1962 г. ежегодно выкашивалось. Так, в 1966—1969 гг. высота тро-

стника 140—160 см, обилие — $cop._2$. В нижнем ярусе высотой 40 см доминируют однолетники — вероника анагалисовидная *Veronica anagallidiformis* Boreau, щавель Маршалловский *Rumex marschallianus* Rchb., многобородник приморский *Polypogon maritimus* Willd. и дурнишник обыкновенный. Размещение видов неравномерное, обилие sp.—$cop._1$. Урожай около 75 ц/га, причем 80% урожая составляет тростник. В дальнейшие годы обилие и жизненность тростника еще более снижаются, однолетние виды постепенно исчезают из травостоя, появляются многолетники. Так, в многоводный 1969 год в нижнем ярусе доминируют болотница редкозубчатая и болотница серебристочешуйчатая *Heleocharis argyrolepis* Kjerulff, в сухие годы (1970, 1971) — ячмень Богдана и бескильница гигантская *Puccinellia gigantea* Grossh., располагающиеся в одном ярусе с тростником. Высота последнего не превышала 80—90 см, обилие $cop._1$ Урожай в 1970 г. — 23 ц/га с преобладанием массы тростника. В 1972 г. доминирует в сообществе ячмень Богдана. С 1973 г. часть сообщества попадает в условия умеренного затопления. Это заметно изменило травостой: жизненное состояние тростника улучшилось (высота его 130—150 см), ячмень менее заметен, так как оказался в нижнем ярусе высотой 70—80 см; по понижениям разрослись болотницы; бескильница почти полностью выпала из травостоя. Урожай возрос до 60 ц/га, однако тростника в нем только 24%, преобладает ячмень (54%); 12% урожая составляет болотница. В следующие годы жизненность и обилие ячменя снижаются, доминантом сообщества снова становится тростник, обилие последнего, однако, не превышает отметки $cop._1$, высота 140—160 см. Так, в 1975 г. тростник составляет 40% урожая, ячмень — 30, болотница — 20. В целом урожай 42 ц/га.

На участке, оставшемся в условиях кратковременного затопления, формируется сначала (1973 г.) бескильнице-ячменевое сообщество, затем (1975 г.) — бескильницевое. Для последнего характерны галофиты: лебеда татарская *Atriplex tatarica* L., кермек Гмелина *Limonium gmelinii* (Willd). Ktze., петросимония сибирская *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Bge. и горичник солончаковый *Spergularia salina* J. et C. Presl. Тростник полностью выпал из травостоя.

Таким образом, разнотравно-тростниковое сообщество на участке кратковременного затопления сменилось через шесть лет бескильнице-тростниково-ячменевым, затем, через три года, в условиях умеренного затопления — болотнице-ячменево-тростниковым; на участке постоянного кратковременного затопления — бескильницевым. Урожай снизился на первом участке от 75 до 42 ц/га, на втором не определялся.

На участке, не выкашиваемом с 1968 г., восстановилось в первые же годы монодоминантное тростниковое сообщество с урожаем около 100 ц/га. Высота тростника в разные годы достигала 180—200 см. В маловодные годы тростник был заметно угнетен, урожай снизился до 82 ц/га (1970 г.), высота не превышала 160 см; в нижнем ярусе высотой 100—110 см появился ячмень Богдана, сохранившийся во все последующие годы. Так, в многоводный 1973 год урожай был 107 ц/га, тростника в нем 87, ячменя — 12%; в 1975 г. урожай 66 ц/га, ячменя в нем 10% (см. рисунок, *IV*).

Результаты исследований показывают, что деградация косимых тростников в значительной степени зависит от продолжительности и глубины их затопления паводковыми водами. На участке длительного и глубокого затопления тростник полностью погиб через четыре года, на участках кратковременного затопления — через девять лет.

Быструю гибель тростника при длительных и глубоких затоплениях мы объясняем отмиранием его подземных органов, что связано с прекращением поступления к ним кислорода воздуха по воздухоносным полостям стеблей. Так, исследования подземных органов тростника показали: воздушно-сухая масса корней и корневищ некосимого сообщества в 1971 г. составила 1056 ц/га, после двух лет скашивания — только 123 ц/га (1973 г.), еще через год (1975 г.) живые корни и корневища тростника обнаружены не были. Они погибли от асфиксии (удушья), находясь дли-

тельное время под глубоким слоем воды. Еще более быстрая гибель тростника наблюдается при его выжигании осенью. В условиях длительного и глубокого затопления он не отрастает уже на следующий год. На его месте формируется густая заросль рогоза узколистного *Typha angustifolia* L.

Выпадение тростника из травостоя при кратковременных затоплениях также связано с недостаточным поступлением кислорода воздуха к подземным органам тростника. В данных условиях почва на косимых участках ежегодно глубоко просыхает, в ее профиле постепенно формируется очень плотный солонцеватый горизонт, препятствующий свободному доступу кислорода воздуха в нижние слои почвы.[6] В исследованном сообществе солонцеватый горизонт хорошо проявился морфологически с 1973 г. на глубине 4—18 см: буровато-серый, с ржавыми прокрашиваниями, столбчато-комковатый, сухой, очень плотный, с вертикальными трещинами (через 6—8 см) и маслянистым блеском на срезах. В результате ухудшения газообмена почвы корни и корневища тростника постепенно отмирают, гибнет и все растение.

Проведенные исследования показывают, что наиболее благоприятный (умеренный) режим затопления также не предотвращает деградации тростниковых лугов при их ежегодном скашивании. Это обусловлено биологией эдификатора. Тростник относится к верховым злакам длительной вегетации. Фаза его полного колошения (выбрасывания метелки) наступает на юге Казахстана в первой декаде августа. Однако к этому времени все части растения становятся грубыми и плохо поедаются скотом, поэтому хозяйства скашивают тростники в основном в июле, т. е. до колошения, в период роста растения. В результате — недостаточное накопление питательных веществ в подземных органах тростника, интенсивный отток которых из листьев и стеблей начинается у злаков после прекращения их роста (Работнов, 1974). Это приводит к ежегодному плохому возобновлению тростников при любых режимах затопления. Как показали опыты на стационаре, при скашивании тростников в более поздние сроки (во второй половине августа и позже), а также через год урожай их снижается незначительно (Демина, 1974б, 1975б).

Заметное снижение урожая в последние годы на всех некосимых участках низкой и средней поймы объясняется общим обсыханием Фурмановских разливов в связи с деградацией луговой растительности, а также резким сокращением продолжительности затопления поймы в 1974 и 1975 гг. Последнее обусловлено зарегулированием стока р. Чу в среднем течении.

В заключение следует отметить, что тростниковые луга — это основной источник заготовки зимнего корма (сена) для животноводческих хозяйств Южного Казахстана, поэтому предотвратить их гибель и сохранить высокую урожайность длительное время является настоятельной необходимостью. Добиться этого, как показали исследования на стационаре в низовьях р. Чу, вполне возможно путем регулирования режима затопления тростниковых лугов, а также чередования сроков их скашивания. Для этого необходимо, однако, сооружение лиманов инженерного типа.

ЛИТЕРАТУРА

Гуричева Н. П., О. М. Демина, Г. И. Козлова, Л. И. Номоконов, К. Д. Степанова. (1975). Продуктивность луговых сообществ. Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по международной биологической программе), вып. 1. — Демидовская Л. Ф., А. И. Исамбаев, Л. Е. Елисеева. (1964). Распространение и запасы тростника в Казахстане. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 19. — Демина О. М. (1970). Природные особенности низовьев реки Чу. В кн.: Пастбища и сенокосы Казахстана, Алма-Ата. — Демина О. М. (1971а). Флора и растительность низовьев реки Чу. В кн.: Почвы долины реки Чу. Алма-Ата. — Демина О. М. (1971б). Классификация пойменных лугов Казахстана.

---

[6] Формирование солонцеватых почв при просыхании и опустынивании гидроморфных почв характерно для Фурмановских разливов низовья р. Чу (Орлова, 1971; Корниенко, 1972).

Совещ. по классификации растительности, Ленинград, октябрь 1971 г. Тез. докл. — Демина О. М. (1974а). Динамика растительного покрова. В кн.: Луга Южного Казахстана. Алма-Ата. — Демина О. М. (1974б). Хозяйственная оценка основных типов сенокосных угодий. Рекомендации по рациональному использованию лугов. В кн.: Луга Южного Казахстана. Алма-Ата. — Демина О. М. (1975а). Тростниковые луга Южного Казахстана. — Демина О. М. (1975б). Влияние сенокошения на тростниковые луга. Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана, 10. — Демина О. М., Э. И. Харламова, Л. Х. Янгалычева. (1971). Итоги и перспективы исследований на Чуйском геоботаническом стационаре Института ботаники Академии наук Казахской ССР. Вестн. АН КазССР, 12. — Корниенко В. А. (1972). Мелиоративный прогноз изменений почв и растительности низовьев реки Чу в связи с развитием орошения. Автореф. канд. дисс., Алма-Ата. — Луга Южного Казахстана. (1974). Отв. ред. О. М. Демина. — Матвеева Е. П. (1975). Луга Южного Казахстана. Бот. ж., 60, 8. (Рец.).— Николаевский В. Г. (1966). Особенности анатомического строения тростника обыкновенного *Phragmites communis* Trin. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 2. — Орлова М. А. (1971). Почвенный покров. В кн.: Почвы долины реки Чу. Алма-Ата. — Орлова М. А., А. Н. Осина. (1963). Почвы и грунтовые воды низовьев реки Чу. Тр. Инст. почвовед. АН Каз.ССР, 15. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. — Флора Казахстана. (1956—1966), I—IX, Алма-Ата. — Харламова Э. И. (1974). Структура и динамика урожая лугов. В кн.: Луга Южного Казахстана, Алма-Ата. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Янгалычева Л. Х. (1974). Биологическая продуктивность луговых сообществ. В кн.: Луга Южного Казахстана, Алма-Ата.

Институт ботаники АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 29 XI 1977.

УДК 581.444 : 582.572.4

Л. К. Дзидзигури

ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГА У *ZEPHYRANTHES* HERB. (*AMARYLLIDACEAE*)

L. K. DZIDZIGURI. THE BRANCHING OF THE SHOOT OF *ZEPHYRANTHES* HERB. (*AMARYLLIDACEAE*)

Приводятся данные по ветвлению побега *Zephyranthes* Herb. Тип ветвления у *Zephyranthes* с момента заложения цветоноса симподиальный. Дальнейшее нарастание побега происходит за счет боковой почки, расположенной у верхушки. У основания побега в пазухе чешуй также возникают боковые побеги (луковицы), служащие для вегетативного размножения. На третий год жизни материнской луковицы их образуется 15 и больше, и они формируют гнездо. Часть луковиц, теряя к этому времени связь с материнской, развивается самостоятельно.

Характер ветвления определяется поведением верхушки главной оси побега: она может в течение всей жизни растения продуцировать боковые элементы побега (листья, почки, цветки или соцветия), или ее рост в силу каких-либо причин прекращается.

В первом случае, когда верхушка побега формирует боковые элементы побега с некоторыми интервалами, связанными с периодичностью развития растения, ветвление побега осуществляется за счет боковых почек, а главная ось продолжает развиваться за счет верхушечной почки. Такой тип ветвления называют моноподиальным.

Во втором случае верхушка главной оси побега прекращает свою деятельность и в дальнейшем первичная главная ось заменяется боковой. Такой тип ветвления называют симподиальным. Известны две причины прекращения дальнейшего развития верхушки главной оси побега: верхушка побега в период ее формирования вместе с несколькими междоузлиями отмирает или полностью расходуется на цветок или соцветие и в следующий сезон вегетации ближайшая боковая почка занимает верхушечное положение.

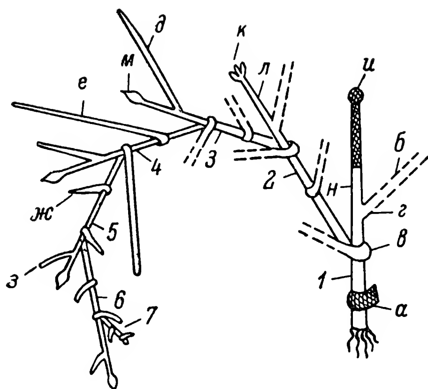


Рис. 1. Симподиальный характер ветвления взрослой луковицы *Zephyranthes candida* Herb.

1 — главная ось побега; *2—7* боковые оси последовательно повышающихся порядков. *а* — мертвая чешуя, *б* — отмершая пластинка листа, *в* — сочная замкнутая чешуя, *г* — сочная незамкнутая чешуя, *д* — зеленый лист с незамкнутым основанием, *е* — зеленый лист с замкнутым основанием, *ж* — зачатки листьев с замкнутым основанием, *з* — зачаток листа с незамкнутым основанием, *и* — плод, *к* — цветок, *л* — цветонос, *м* — бутон, *н* — основание отмершего цветоноса.

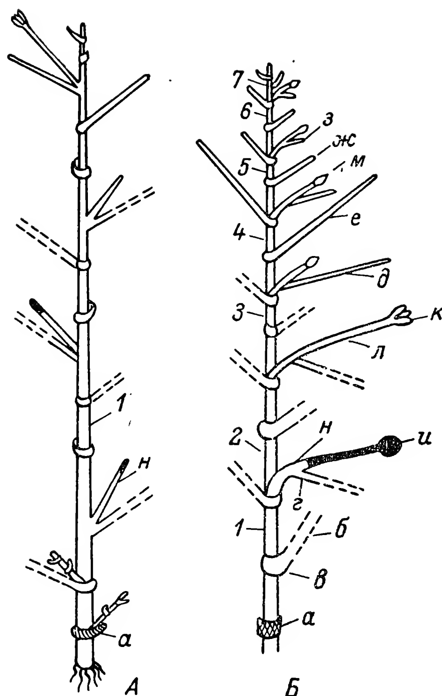


Рис. 2. Моноподиальный у *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh. (*А*) и симподиальный у *Zephyranthes candida* Herb. (*Б*) типы ветвления.

Обозначения, как на рис. 1.

У амариллисовых встречаются оба типа ветвления побега. Изучение ряда родов показало, что у *Galanthus*, *Leucojum*, *Narcissus* и других ветвление побега моноподиальное, тогда как у *Crinum*, *Haemanthus*, *Nerinae* и других — симподиальное (Pax, Hoffman, 1930; Tsin-Tze Chan, 1951; Артюшенко, 1970; Brunaud, Turlier, 1971; Vogel, Müller-Doblies, 1975, и др.).

Характер ветвления побега у амариллисовых изучен лишь у небольшого числа родов, поэтому такие данные, полученные для новых родов, внесут существенное дополнение в познание этого семейства.

Наши исследования касаются ветвления побега представителей рода *Zephyranthes*, в состав которого входит около 40 видов, произрастающих в Центральной и Южной Америке и Западной Индии (Sealy, 1937).

У всех луковичных амариллисовых, в том числе и у *Zephyranthes*, стебель (донце) сильно укорочен и несет как надземные части растения (листья и цветонос), так и подземные (придаточные корни). Изучение характера ветвления побега, представленного луковицей, крайне затруднительно из-за невыраженных междоузлий, поэтому в данной работе мы пользовались схематическими условными изображениями строения побега.

Нами были исследованы растения 10 видов *Zephyranthes*, выращиваемых на опытном участке Грузинского института субтропического хозяйства (Сухуми, Келасури). Поскольку ветвление побега у всех изученных видов однотипно, данные в статье приводятся только для *Zephyranthes candida*, который культивируется в разных пунктах Черноморского побережья Кавказа.

Исследование побега *Zephyranthes* показало, что ветвление у него симподиальное. Прекращение роста верхушки главной оси наступает у него на второй год после посева, когда закладываются репродуктивные органы.

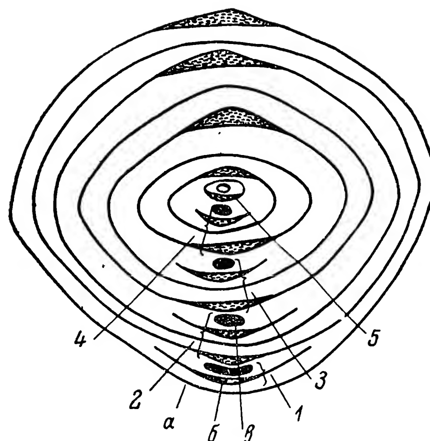


Рис. 3. Поперечный разрез луковицы *Zephyranthes candida*.

1 — главная ось; 2—4 — боковые оси последовательно повышающихся порядков; 5 — конус нарастания.
а — замкнутая чешуя, б — незамкнутая чешуя, в — цветонос.

При этом меристема конуса нарастания вся расходуется на формирование цветоноса с цветком, и на этом ее развитие прекращается (рис. 1).

На рис. 1 схематически изображена луковица с вытянутыми для наглядности междоузлиями. Дальнейшее нарастание побега (луковицы) осуществляется за счет боковой почки (почки возобновления), закладывающейся в пазухе листа у верхушки побега, которая в свою очередь развивается подобно материнской. Таким образом, побег взрослой луковицы состоит из отрезков осей второго и последовательно повышающихся порядков. Доказательством тому, что у *Zephyranthes* мы имеем дело с симподиальным типом ветвления, служит листорасположение. Если оно не нарушается, и лист, следующий за цветоносом, расположен к нему вентральной стороной, ветвление моноподиальное, т. е. цветонос возникает в пазухе листа как боковой орган, а верхушка побега продолжает формировать новые элементы побега. Если же лист, следующий за цветоносом, повернут к нему дорсальной стороной, листорасположение главной оси нарушается, а такое положение листа свидетельствует о том, что он возник на боковой оси, порядку листорасположения которой он и подчиняется. Характер моноподиального ветвления достаточно хорошо исследован у *Narcissus* (Tsin-Tze Chan, 1951).

Для сравнения двух типов ветвления у луковичных нами были взяты два объекта: *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh. с моноподиальным ветвлением (Артюшенко, 1970) и *Zephyranthes candida* Herb. с симподиальным (рис. 2).

У обоих растений между цветоносами возникает 3 листовых элемента. Но у *Galanthus caucasicus* один из них представлен низовым листом и не имеет зеленой пластинки, а у *Zephyranthes candida* все три листа с зеленой пластинкой. У обоих видов лист, предшествующий цветоносу, имеет незамкнутое влагалище. Однако у *Galanthus* листорасположение не нарушается, а цветонос возникает как боковой побег (рис. 2, *А*), тогда как у *Zephyranthes* цветонос венчает ось, на которой он появляется, а почка возобновления возникает как боковая (рис. 2, *Б*). В силу того, что междоузлия у луковицы очень укорочены, а конус нарастания расширен, цветонос и боковая почка возобновления вначале располагаются на одном уровне, а позже, когда из боковой почки развивается побег, цветонос сдвигается в сторону (рис. 2, *Б*). Таким образом, ось побега *Zephyranthes* складывается из отрезков осей разных порядков, что и характерно для симподиального ветвления, а лист, следующий за цветоносом, повернут к нему дорсальной стороной, что также свидетельствует о том, что ось, на которой этот лист расположен, боковая (рис. 3).

Очень важное значение имеют степень ветвления побега луковицы, число боковых луковиц, возникающих на побеге, время заложения и их развитие. В нашем опыте, при посеве семян в конце октября 1974 г. и при пересадке проростков в мае следующего года в грунт уже в июле появляются зачатки боковых луковиц 1-го порядка, расположенные в пазухе наружных чешуй материнской луковицы. В сентябре (27 IX 1975) их уже 5; самая крупная луковица имеет 4 чешуи, наружная чешуя с отмершей листовой пластинкой, следующая несет пластинку и 4 зачатка листа. На следующий год в боковой луковице число чешуй увеличивается, и

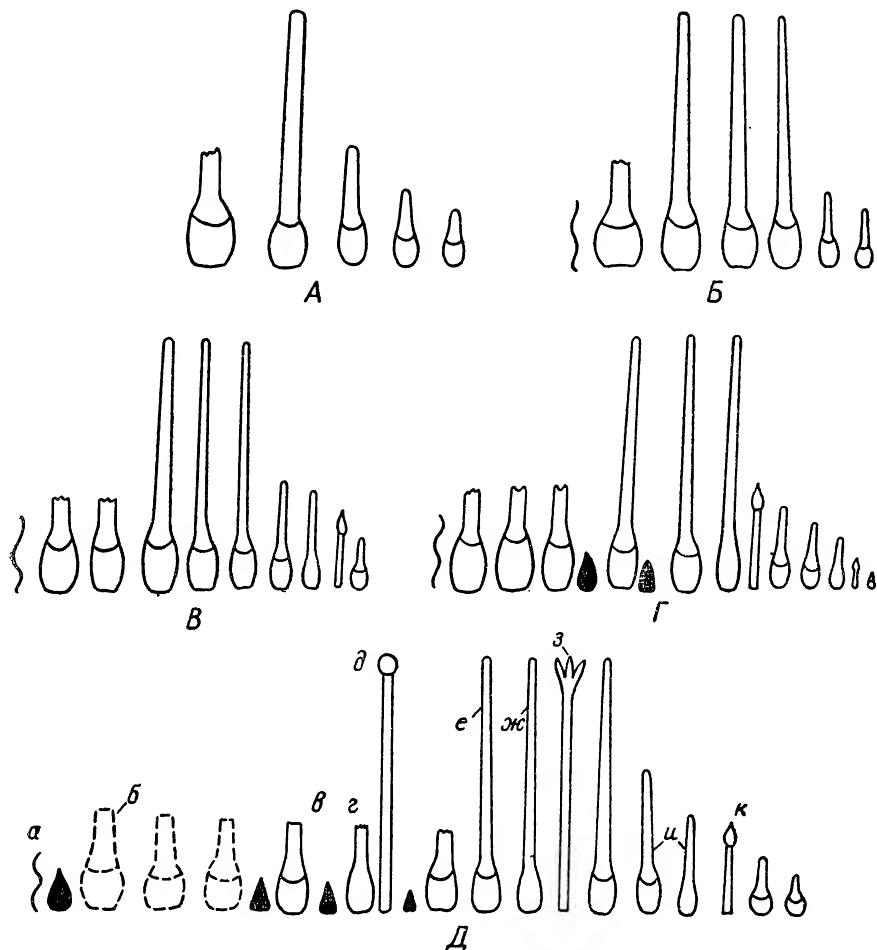


Рис. 4. Развитие боковой луковицы *Zephyranthes candida*.

А — 27 IX 1975, Б — 12 III 1976, В — 8 VIII 1976, Г — 22 V 1977, Д — 26 IX 1977. *а* — мертвые чешуи, *б* — отмирающие чешуи, *в* — замкнутая чешуя, *г* — незамкнутая чешуя, *д* — плод, *е* — лист с замкнутым основанием, *ж* — лист с незамкнутым основанием, *з* — цветок, *и* — зачатки листьев, *к* — бутон.

в августе (8 VIII 1976) в луковице закладывается цветонос. Следовательно, через год после появления луковица достигает половой зрелости. В мае следующего года (22 V 1977) в боковой луковице в свою очередь закладываются луковицы 2-го порядка в числе одной-двух, которые проходят тот же цикл развития, что и боковая луковица 1-го порядка (рис. 4). Таким образом, в мае 1977 г. вокруг материнской луковицы, возникшей из проростка, образуется гнездо из 15 боковых луковиц 1-го и 2-го порядков; три-четыре из них начинают цвести. Цветут наиболее крупные боковые луковицы 1-го порядка, к этому времени уже не связанные с материнской, наружные чешуи которой отмирают и освобождают заложившиеся в их пазухе боковые луковицы; последние с этих пор существуют самостоятельно.

Ветвление луковицы *Zephyranthes* непосредственно связано с вегетативным размножением этого растения, а следовательно, имеет большое практическое значение. В связи с этим нами был поставлен опыт в целях выяснения, через какой срок высаженные в грунт луковицы *Z. candida* могут создать сплошной покров опытного участка. Оказалось, что при соблюдении расстояния в 10 см между рядами и между растениями в рядах (10 × 10 см) уже к концу второго года создается сплошной покров, т. е. гнезда образовавшихся боковых луковиц смыкаются. При посадке луковиц на расстоянии 10 × 15 и 20×20 см гнезда смыкаются на третий год,

создавая на участке сплошное покрытие. Если при этом учесть, что *Z. candida* цветет в течение трех месяцев (Дзидзигури, 1978) и несет зеленые листья круглый год, то его декоративное значение при массовом размножении в курортной зоне Черноморского побережья Кавказа резко возрастает.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность своему руководителю З. Т. Артюшенко.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — Дзидзигури Л. К. (1978). Развитие *Zephyranthes candida* Herb. Бот. ж., 63, 4. — Pax C., K. Hoffman. (1930). *Amaryllidaceae.* Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 15a. — Sealy I. R. (1937). *Zephyranthes*, *Pyrolirion*, *Habranthus* and *Hippeastrum*. Roy. Hort. Soc., 62, 5 : 195. — Tsin-Tze Chan. (1951—1952). The development of the *Narcissus* plant. Daffodial and Tulip. Year-book, 72.— Brunaud A., M. F. Turlier. (1971). Structures monopodiale et sympodiale; l'etude de quelques examples d'interpretation controversée. Bull. Soc. bot. Fr., 118, 7—8 : 543. — Vogel S., D. Müller-Doblies. (1975). Eine nachtbrütige Herbst-Narzisse. Zwiebelbau und Blütenökologie von *Narcissus viridiflorus* Schousboe. Bot. Jahrb., 96, 1—4 : 427.

Грузинский институт
субтропического хозяйства,
Сухуми, Келасури.

Получено 19 XII 1977.

УДК 581.14 : 582.998

Н. Н. Качура

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *CACALIA ROBUSTA* TOLM. *(ASTERACEAE)*

N. N. KACHURA. BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *CACALIA ROBUSTA* TOLM. (*ASTERACEAE*)

Какалия мощная — двулетнее растение с одногодичным циклом развития безрозеточных ортотропных монокарпических побегов, подземная сфера которых представлена двулетним укороченным клубневидным корневищем. Проростки и ювенильные растения имеют систему стержневого и придаточных корней, которая в конце первого года вегетации отмирает вместе с отмиранием всего растения. Зимует клубневидное корневище, отделившееся от материнского и снабженное системой придаточных корней.

В литературе мало сведений о биоморфологии видов рода *Cacalia* и почти нет сведений о их крупнотравных представителях. Биоэкологическая характеристика дальневосточных видов какалий дается в работах В. Л. Комарова (1950) и Е. Л. Любарского (1961). Краткая информация о какалии мощной *C. robusta* Tolm. имеется у А. М. Черняевой (1958).

Какалия мощная на Дальнем Востоке встречается в южной части Сахалина и на Курильских островах, в зарослях крупнотравья, в ольшаниках, в ивняках и на увлажненных склонах южного пояса гор небольшими группами и рассеянно. В ценозе отмечена в виргинильном и генеративном возрастных периодах. Растений в сенильном периоде развития нами не обнаружено.

Какалия мощная хорошо размножается семенами. Всходы появляются во второй декаде мая и приурочены к открытым местам. Вначале это две мясистые семядоли овальной формы, темно-зеленые, голые. Первый настоящий лист развертывается в конце второй декады мая. Эпикотиль к моменту развертывания первого листа вытягивается до 0.5 см и более, междоузлие второго листа длиной 1.5—2 см. Проростки какалии не образуют розеток. Безрозеточный тип побега сохраняется у всех возрастных групп растений какалии.

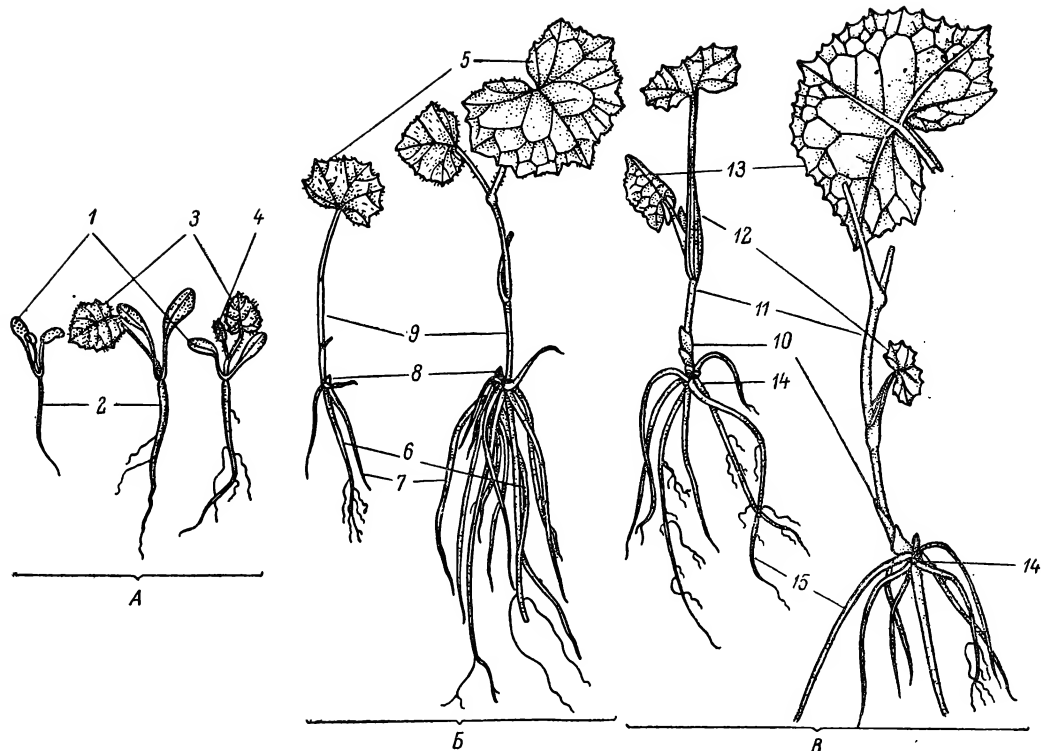


Рис. 1. Проростки, ювенильные и имматурные растения *Cacalia robusta* Tolm.

А — проростки: *1* — семядоли, *2* — стержневой корень, *3* — первый настоящий лист, *4* — второй настоящий лист; *Б* — ювенильные растения: *5* — листья, *6* — стержневой корень, *7* — придаточные корни, *8* — почки возобновления, *9* — стебель; *В* — имматурные растения (2—3 года жизни): *10* — чешуи, *11* — стебель, *12* — предлистья, *13* — первые листья, *14* — место отделения от материнского растения, *15* — придаточные корни.

Первые листья проростков и ювенильных растений — округлые, крупнозубчатые. Корневая система представлена системой стержневого и придаточных корней. В пазухах семядолей формируются почки, которые затем, при втягивании нижней части побега контрактильными корнями в почву, становятся органами вегетативного возобновления ювенильных растений. Осенью или в начале зимы надземная и подземная части побега отмирают. Зимует один из наиболее развитых побегов возобновления, который отделяется от материнского растения после его полного отмирания. Осенью он трансформируется в клубневидное корневище (рис. 1, *А—В*).

Взрослые вегетативные растения отличаются от молодых в основном размером почек, листьев и междоузлий, что является весьма неустойчивым признаком, так как этот последний сильно варьирует в зависимости от местообитания. Пластинки листьев становятся менее округлыми с более вытянутыми ширококопьевидными, зубчатыми лопастями. Черешки листьев ширококрылатые, у основания образуют ушки, форма которых с возрастом усложняется. Подземная клубневидная часть монокарпического побега и вновь сформировавшийся побег возобновления клубневидной формы плотно покрыты (кроме верхушечной части) шнуровидными бесцветными придаточными корнями.

Весеннее развертывание верхушечной почки, перезимовавшего укороченного клубневидного корневища и рост монокарпических побегов растений обычно начинаются в конце первой или в начале второй декады мая. Наибольший среднесуточный прирост побегов летом 1974 г. отмечался в последней декаде мая (4.8—6 см) и между первой и второй декадами июля (6—6.4 см). Это не максимальные показатели прироста побегов, так как лето было очень засушливым. В третьей декаде июля, с началом цве-

тения, рост побегов в длину прекратился. Длина их достигала 304—350 см. Стебель в верхней части разветвлен.

Бутонизация отмечена в середине июня, цветение — в последней пятидневке июля. Развертывание бутонов происходит в базипетальном направлении. Соцветия — корзинки, собраны в метелку. В соцветии до 400 цветочных корзинок. Созревание семян и их рассеивание наступают в третьей декаде августа.

Первые листья начинают отмирать в начале июня (в акропетальном направлении). Полное отмирание монокарпического побега происходит в конце сентября—начале октября.

Видимый рост почек, а затем побегов, выполняющих функцию возобновления, отмечен в первой декаде июня (рис. 2, *Б*). Одна-три почки формируются в пазухах чешуй, которые прикрывают первые узлы надземного побега, развертывающегося из верхушечной почки перезимовавшего клубневидного корневища (рис. 2, *А*). К концу вегетации растений длина побегов возобновления достигает 9—17 см. Они клубневидной формы с короткозаостренной верхней и утолщенной средней частями. Базальная часть побега возобновления заметно суживается в месте будущего отделения побега от материнского растения (рис. 3, *А*). В побеге возобновления накапливается необходимое для будущего самостоятельного существования количество запасных питательных веществ, и по всей его длине (кроме верхушечной части) формируется придаточная корневая система. Осенью он отделяется от материнского растения как самостоятельная особь в виде клубневидного корневища. Оно разделено на ряд узлов, в которых формируются почки, функции и форма которых различны. Почки базальной и средней частей побега возобновления закладываются в течение первого года жизни. Они имеют цилиндрическую вытянутую форму и развертываются в побеги обогащения ранним летом следующего года. После короткого периода вегетации надземная часть побегов отмирает, а в подземной части остаются их следы. В том случае, когда основной надземный побег особи хорошо развит, побеги обогащения отмирают в полупроросшем состоянии (рис. 2, *А*). Почки в средней части побега — конусовидные, обычно покоящиеся. Апикальная часть сформировавшегося к осени клубневидного корневища заканчивается верхушечной почкой, прикрытой кроющими чешуями. В ней закладываются зачатки вегетативной части монокарпического побега. При развитии монокарпического побега весной и летом следующего года формируются репродуктивные органы. В случае повреждения надземной части монокарпического побега текущего года он возобновляется за счет боковой почки (побег замещения). Из пазух чешуй, прикрывающих первые узлы этого побега, вновь формируется побег возобновления (в данном случае побег третьего порядка), который осенью также трансформируется в клубневидное корневище и отделяется от материнского растения после его отмирания (рис. 3, *Б*). Это свидетельствует о высокой жизненности и хорошей регенерационной способности растений.

Подводя итог сказанному, отметим следующее.

Проростки и ювенильные растения какалии мощной имеют систему стержневого и придаточных корней, которые отмирают в конце первого года вегетации, с отмиранием главных осей растения. Зимует укороченное клубневидное корневище, снабженное системой придаточных корней, образовавшееся из боковой почки главного побега в подземной его части.

Какалия мощная имеет одногодичный цикл развития безрозеточных монокарпических побегов; полный цикл развития растения — два года. Подземная часть представлена двулетним клубневидным корневищем. При коротком цикле развития какалии мощной она хорошо воспроизводится семенами и вегетативно, симподиально ветвящимся клубневидным корневищем. Оно отделяется от материнского в конце вегетации, в его верхушечных почках уже осенью частично сформированы зачатки вегетативной части монокарпического побега. Остальная его часть и репродуктивные органы формируются в весенне-летний период следующего года.

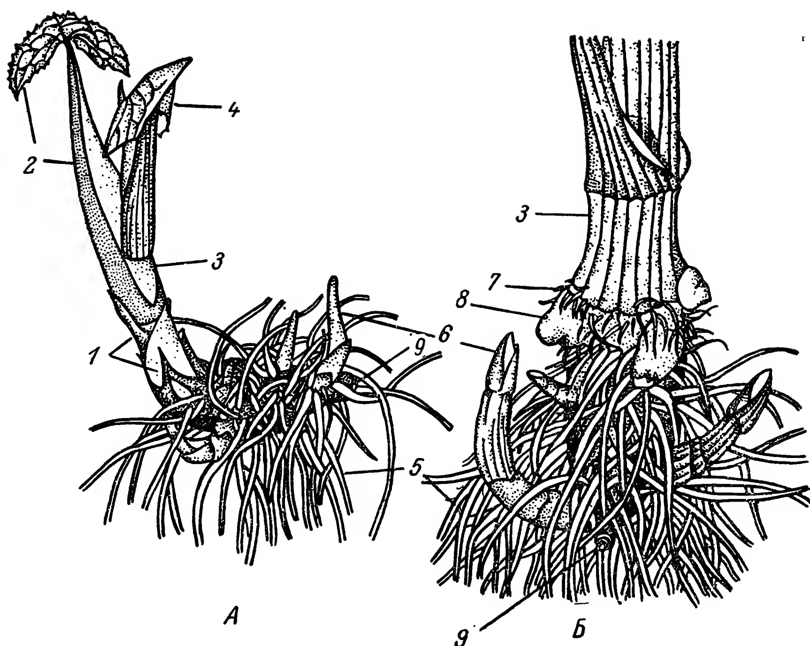


Рис. 2. Растения *Cacalia robusta* Tolm. в период репродукции.

А — весеннее развертывание монокарпического побега и рост побегов обогащения на подземной части клубневидного корневища. *Б* — начало формирования почек вегетативного возобновления (чешуи опали).

1 — чешуи; *2* — предлист; *3* — стебель; *4* — настоящий лист; *5* — придаточные корни; *6* — побеги обогащения; *7* — всасывающие корешки; *8* — почки вегетативного возобновления, из которых к концу вегетации формируются клубневидные корневища; *9* — место отделения от материнского растения.

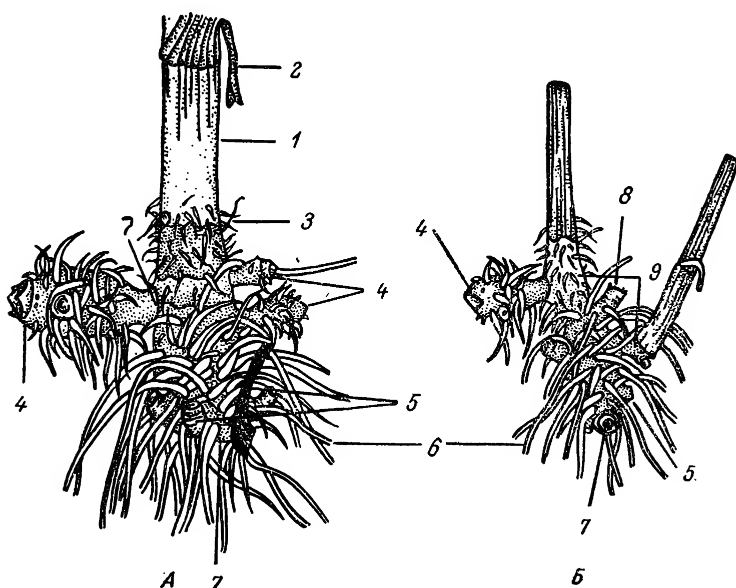


Рис. 3. Базальная часть генеративных растений *Cacalia robusta* Tolm. в период репродукции.

А — базальная надземная и подземная части монокарпического побега с вновь сформированными клубневидными корневищами (побеги возобновления), еще не отделившимися от материнского растения; *Б* — регенерирующее растение.

1 — стебель; *2* — отмерший лист; *3* — всасывающие корешки; *4* — побег возобновления; *5* — следы отмерших побегов обогащения; *6* — придаточные корни; *7* — место отделения от материнского растения; *8* — монокарпический побег с поврежденной надземной частью; *9* — побеги возобновления, развернувшиеся в замещающие побеги.

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л. (1950). Избранные сочинения. Т. V. М.—Л. — Любарский Е. Л. (1961). К изучению биологии видов рода *Cacalia* L. в Южном Приморье. Бот. ж., 46, 1. — Черняева А. М. (1958). Дикорастущие силосные растения Сахалинской области и перспективы введения их в культуру.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 15 II 1977.

УДК 631.547.4 (477.75)

В. М. Кузнецова

ВТОРИЧНОЕ ЦВЕТЕНИЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ В НИКИТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

V. M. KUZNETSOVA. THE SECOND FLOWERING OF INTRODUCENTS IN THE NIKITA BOTANICAL GARDEN

Рассмотрены биоморфологические типы вторичного цветения. Отмечено, что настоящее вторичное цветение в отличие от продленного (летнего) происходит за счет активизации осеннего роста генеративных почек. Наличие же осеннего и осенне-зимнего роста генеративных почек свидетельствует, как и вторичное цветение, о неоднократном цветении данных видов в далеком прошлом.

В процессе исторического развития в результате приспособления растений к сезонности климата многократное (или непрерывное) цветение, характерное и сейчас для растений влажных тропических лесов, сменилось однократным. У древесных растений умеренной зоны фаза закладки цветочной почки и фаза ее распускания (цветение) отделены друг от друга периодом зимнего покоя. Большинство вечнозеленых субтропических пород (не говоря уже о листопадных) цветет также один раз в год (Гулисашвили, 1967).

Однако для некоторых растений умеренной и субтропической зон характерно двукратное цветение, т. е. наличие вторичного цветения. В. Н. Голубев (1965, 1968) под вторичным цветением понимает развитие второй генерации цветоносных побегов, следующей за первой с некоторым перерывом во времени, и различает следующие биоморфологические типы вторичного цветения:[1] 1) продленное — за счет развития новых побегов с цветками или отдельных цветков на побегах первой генерации текущего года; 2) настоящее — цветение побегов, которые при нормальном цикле развития зацветают лишь в будущем году, и 3) неотеническое. Причинами вторичного цветения Голубев (1968), а также другие авторы (Галахов, 1961; Филиппова, Скиткина, 1969, и др.) считают особо благоприятные сочетания тепла и влажности

В этом отношении представляет большой интерес изучение явления вторичного цветения (выраженного в разной степени) у интродуцентов; при этом под влиянием новых условий произрастания у них происходит нарушение ритма цветения, сопровождающееся зачастую проявлением особенностей, свойственных им в далеком прошлом.

В связи с этим нами была изучена ритмика цветения некоторых интродуцентов: *Cornus alba* L., *C. amomum* Mill., *C. bretschneideri* L., *C. australis* C. A. M., *Magnolia kobus* DC., *M. grandiflora* L., *Euonymus japonica* L.

Исследования проводили по методикам, описанным ранее (Кузнецова, 1975).

---

[1] У Н. Е. Булыгина (1967) «продленному» цветению соответствует термин «повторное», а «настоящему вторичному» — «вторичное» цветение.

Рис. 1. Генеративные почки *Magnolia kobus*, не имеющие периода покоя (первая и третья слева) и в покоящемся состоянии (вторая и четвертая).



Среди изучаемых пород вторичное цветение наблюдали у *Cornus alba* и *C. amomum*, причем у первого — продленное, у второго — настоящее. Между этими видами имеются как сходство, так и отличие в динамике роста генеративных побегов, участвующих во вторичном цветении. У обоих видов такие генеративные побеги формируются из пазушных почек самых верхних листьев генеративных побегов текущего года, расположенных ниже соцветия. Отличие заключается в том, что у *Cornus alba* вторичное цветение наблюдается ежегодно, у *C. amomum* — факультативно (отмечено нами только в 1969 г.). У первого, цветущего в мае (на месяц раньше второго), в конце июня происходит сильный рост пазушных и порослевых побегов, на вершине которых очень быстро формируются новые соцветия, цветущие в первых числах июля. Кроме того, наблюдается цветение и некоторых соцветий на материнских побегах, т. е. закладывающихся моноподиально на вершине распустившихся вегетативных почек. Вторичное цветение у *Cornus alba* такой же продолжительности, как и первое.

У *Cornus amomum* пазушные и порослевые побеги начинают расти в период спада интенсивного роста основных побегов, незадолго до начала цветения (в июне). На вершине этих побегов формируются соцветия, дифференциация которых обычно останавливается на IV этапе органогенеза. В 1969 г. у некоторой части соцветий пазушных и порослевых побегов осенью (в октябре) отмечены дальнейшая их дифференциация и цветение с 10 до 22 ноября. При этом не все сформировавшиеся бутоны зацвели; из-за наступившего во второй половине ноября похолодания часть бутонов ушла в зиму, не распустившись. Соцветия на материнских побегах (моноподиального возобновления) вторично не цвели. Причиной вторичного цветения *Cornus alba* в 1969 г. были особо благоприятные сочетания тепла и влажности в октябре, и особенно в первой половине ноября после длительной летней засухи.

Таким образом, у *Cornus alba* с продленным вторичным цветением в отличие от *C. amomum*, который имеет настоящее вторичное цветение, рост генеративных побегов и их цветение происходят ежегодно летом со второй половины июня, т. е. в период второй волны роста побегов.

У *Cornus amomum* вторичное цветение — явление не частое и наблюдается осенью, сопровождаясь преждевременной закладкой всех элементов цветка; генеративные же побеги растут в период спада интенсивного весеннего роста побегов.

Следует сказать, что и у некоторых других видов этого рода (*Cornus bretschneideri* и *C. australis*) наблюдается ежегодный рост таких пазушных побегов, однако они никогда не закладывают генеративных почек.

Значительный интерес представляют *Magnolia kobus* и *M. grandiflora*, а также *Euonymus japonica*. Хотя вторичного цветения этих видов в Никитском ботаническом саду никогда не наблюдали, однако некоторые особенности морфогенеза их цветочных почек говорят о том, что в недавнем прошлом они имели неоднократное цветение. У этих растений в пределах их естественного ареала не отмечается вторичного цветения. При интродукции же у некоторых из них, в частности у *Magnolia kobus*, наблюдается нарушение ритма по сравнению с произрастанием на родине. Так, в Батуми *Magnolia kobus* имеет двукратное цветение (Гулисашвили, 1967). В условиях Никитского ботанического сада часть генеративных почек ее (около 20—30%) не имеет периода покоя. Они расположены на концах





Рис. 2. Генеративные почки *Magnolia grandiflora*.
а — в покое, *б* — не имеют периода покоя.

укороченных побегов, закладываются раньше и оказываются в большинстве своем более продвинутыми в развитии по сравнению с почками, расположенными на удлиненных побегах. Эти почки со второй декады июня начинают увеличиваться в размерах и сбрасывать чешуи. В июле—августе их развитие приостанавливается и, возобновляясь вновь с сентября, продолжается весь осенне-зимний период. Внешне они сильно отличаются более крупными размерами и густым опушением (рис. 1). Однако для их нормального развития и зацветания необходимы, по-видимому, более оптимальные условия, так как распускаются они весной следующего года одновременно с остальными. Нечто похожее наблюдается и у *Magnolia grandiflora*. Некоторые ее генеративные почки в отличие от остальных, зимующих лишь со сформированным андроцеем, закладывают осенью (в сентябре) плодолистики, увеличиваются в размерах и сбрасывают несколько (1—4) шлемовидных чешуй. Однако с конца первой декады ноября рост их останавливается, и до весны никаких дальнейших изменений не происходит. Они также очень крупные и густо опушены (рис. 2). Весной эти почки как наиболее развитые зацветают первыми.

В. З. Гулисашвили (1967) приводит также интересные примеры своеобразного цветения *Rhododendron ponticum* L. и *Camellia japonica* L. на Кавказе. Осенью у них увеличиваются размеры цветочных почек и часть бутонов распускается, а остальные из-за низких температур прекращают цветение до весны. По мнению автора, это пример остаточного ритма цветения, сохранившегося еще с третичного периода, когда отсутствовали температуры ниже 0°, препятствующие цветению.

У *Euonymus japonica* в Никитском саду наблюдается своеобразное развитие соцветий в осенне-зимний период, свидетельствующее о недавнем неоднократном его цветении в течение года. С ноября на протяжении всей зимы происходит очень медленный рост осей соцветия в длину, однако какая-либо дальнейшая дифференциация и рост околоцветника и генеративных органов не наблюдаются.

Таким образом, настоящее вторичное цветение в отличие от продленного (летнего) происходит за счет активизации осеннего роста генеративных почек.

Вторичное цветение, а также наличие осеннего роста генеративных

почек у *Magnolia grandiflora*, осенне-зимнего у *Magnolia kobus* и осенне-зимнего роста осей соцветия у *Euonymus japonica* свидетельствуют о неоднократном цветении этих растений в далеком прошлом и подтверждают известное положение о том, что процесс перехода к однократному цветению еще не завершен и находится у различных видов на разных ступенях развития.

ЛИТЕРАТУРА

Булыгин Н. Е. (1967). К методике фенологических наблюдений за повторным цветением и плодоношением деревянистых растений. Докл. совещ. актива фенологов геогр. общ. СССР (1966). — Галахов Н. И. (1961). Необычайное лето 1959 года и вторичное цветение растений в Тувинской автономной области. Бот. ж., 46, 3. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Голубев В. Н. (1968). О вторичном цветении растений Крымской яйлы. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1. — Гулисашвили В. З. (1967). Происхождение древесной растительности субтропического и умеренного климатов и развитие ее наследственных особенностей. — Кузнецова В. М. (1975). Ритм роста и развития некоторых древесно-кустарниковых пород различного географического происхождения в условиях Южного берега Крыма. Автореф. канд. дис., М. — Филиппова Л. Н., А. А. Скиткина. (1969). Вторичное цветение местных растений на Севере. В кн.: Ботанические исследования за полярным кругом. Аппатиты.

Государственный
Никитский ботанический сад.
Ялта.

Получено 18 X 1976.

УДК 632.51 (470.317)

Е. В. Шлякова

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ СПЕКТР СОРНО-ПОЛЕВОЙ ФЛОРЫ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

E. V. SHLYAKOVA. THE ECOLOGO-BIOLOGICAL SPECTRUM OF THE WEEDS FLORA OF KOSTROMA REGION

Излагается материал по видовому составу и экологии сорно-полевых растений Костромской области. Из 95 видов, зарегистрированных в посевах, 47 видов составляют многолетники, из которых хамефиты представлены 5 видами, гемикриптофиты — 37, геофиты — 5. Кроме того, выделяются гемитерофиты — 4 вида, терофиты — 40 и обособленная нами группа гемикриптофиты-терофиты — 4 вида.

Костромская область расположена в подзоне южной тайги, лишь небольшая территория ее южнее г. Нерехты относится к подзоне смешанных лесов. Почвы области дерново-подзолистые и подзолистые («Агроклиматический справочник по Костромской области», 1961).

Сорные растения Костромской обл. упоминаются в работах по флоре и растительности у А. Островского (Ostrovskii, 1868), и И. Ф. Мейснера (1899), А. Е. Жадовского (1913, 1920, 1921), К. К. Косинского (1912, 1915), И. Боброва (1924), К. Абрамова, Н. Шлякова (1926).

В конце сентября и октября 1975 г. мы обследовали посевы в окрестностях городов Костромы, Мантурово, Галича, Бабаево с целью изучения видового состава сорных растений и засоренности полей в осенний период. Подобные исследования довольно редки, и собранный нами материал представляет интерес для ботаников и работников сельского хозяйства.

Всего обследовано 150 полей в 13 хозяйствах. При работе использована методика обследования, рекомендованная А. И. Мальцевым (1909). Работа, проведенная в конце вегетационного периода, дала возможность изучить сорно-полевую флору в это время года, зафиксировать растения

в различных фазах развития от всходов до состояния полного отмирания, а также составить эколого-биологический спектр сорно-полевой флоры Костромской обл. В основу классификации мы положили систему жизненных форм Раункиера (Raunkiaer, 1936), дополнив ее системой жизненных форм сорных растений Ф. Балажа (Balázs, 1949), М. Уйвароши (Ujvárosi, 1952), а также системой биологических типов Г. Н. Высоцкого (1915, 1923, 1926), Л. И. Казакевича (1922), А. И. Мальцева (1936). Видовой состав сорно-полевых растений области представлен в табл. 1.

Посевы озимых пшеницы и ржи обследованы в состоянии всходов и начала кущения. Из сорных видов-многолетников часто встречались в та-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сорно-полевых растений Костромской обл. в осенний период

Вид	Жизненная форма	Озимые посева 1975 г.		Яровые		Многолетние травы	
		число полей (в %), где найден вид					
		общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла
Achillea millefolium [1]	H[2]	35	16	72	62	56	40
Barbarea vulgaris	HT	40	40	15	11	40	34
Brassica campestris	T	23	15	—	—	—	—
Bromus secalinus	T	—	—	13	3	3	—
Capsella bursa-pastoris	T	59	48	30	10	10	—
Centaurea cyanus	T	24	17	66	62	6	—
Cerastium caespitosum	T	21	20	46	20	9	—
Cnenopodium album	T	24	4	30	20	3	—
Cirsium setosum	G	13	9	66	60	60	3
Elytrigia repens	G	2	—	45	34	34	20
Equisetum arvense	G	—	—	38	30	3	—
Erodium cicutarium	T	13	—	10	—	3	—
Erysimum cheiranthoides	T	20	2	15	6	—	—
Fumaria officinalis	T	24	20	—	—	—	—
Galeopsis bifida	T	41	6	3	3	—	—
Lapsana communis	T	20	18	40	21	6	—
Leontodon autumnalis	H	—	—	30	16	40	25
Leucanthemum vulgare	H	9	—	60	30	60	40
Matricaria discoidea	T	18	13	2	1	—	—
Myosotis arvensis	T	—	—	20	11	3	—
Plantago lanceolata	H	—	—	6	—	22	11
P. major	H	6	2	87	66	80	60
Polygonum convolvulus	T	18	—	12	3	3	—
P. lapathifolium	T	—	—	10	3	—	—
Potentilla intermedia	H	—	—	10	6	50	12
P. norvegica	HT	—	—	10	6	3	—
Ranunculus repens	Ch	9	9	60	50	30	10
Raphanus raphanistrum	T	95	85	31	6	—	—
Rumex acetosella	HG	41	34	53	47	30	20
Sclerantus annuus	T	—	—	44	22	3	—
Sonchus arvensis	G	6	2	46	40	3	—
Spergula sativa	T	88	50	40	22	6	—
Stachys palustris	G	—	—	22	6	—	—
Stellaria media	T	45	32	34	30	20	6
Tanacetum vulgare	H	2	—	3	—	30	12
Taraxacum officinale	H	15	2	13	3	90	50
Thlaspi arvense	T	21	21	6	3	3	—
Tripleurospermum inodorum	T	47	35	83	66	53	49
Viola arvensis	T	75	60	80	69	12	3

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР» (1934—1964), «Флоре средней полосы европейской части СССР» Ф. П. Маевского (1964), «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР" (I—XXX тт.)» С. К. Черепанова (1973).

[2] Ch — хамефиты, H — гемикриптофиты, G — геофиты, HT — гемитерофиты, T — терофиты.

ких посевах в состоянии розеток *Achillea millefolium*, *Cirsium setosum*, *Rumex acetosella*, в фазе всходов — двулетник *Barbarea vulgaris* и однолетники — *Capsella bursa-pastoris*, *Galeopsis bifida*, *Spergula sativa*, *Stellaria media*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*.

Особенно обременительны в посевах озимых в этот период *Raphanus raphanistum*, *Brassica campestris*, которые находились в состоянии от всходов до полного цветения и даже начала плодоношения на одном и том же поле. До 95% полей засорено *Raphanus raphanistrum* из них 85% в обилии 3 балла.

Указанные в табл. 1 сорные терофиты посевов озимых культур можно разделить на 2 группы: первая — виды, свойственные посевам озимых,— *Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*. Появление этих видов в таких посевах закономерно, цикл их развития совпадает с циклом развития культурного растения. Вторая группа — виды, свойственные посевам яровых и пропашных культурных растений, — *Brassica campestris*, *Fumaria officinalis*, *Raphanus raphanistrum*. Они случайны в посевах озимых; несмотря на способность выдерживать температуры до —11°, они исчезают, погибая или под влиянием снегового покрова и очень низких зимних температур, или под губительным действием раскустившихся растений озимых в ранний весенний период.

Сорные растения, характерные для посевов яровых культурных растений, в сентябре-октябре находились в отмершем состоянии. В смешанных посевах ячменя и клевера определены две группы сорно-полевых видов — сорные растения, характерные для посевов ячменя и клевера. Первые поздней осенью находились в состоянии полного отмирания, это касалось как яровых — *Chenopodium album*, *Raphanus raphanistrum*, *Spergula sativa*, *Stellaria media*, так и озимых — *Centaurea cyanus*, *Cerastium caespitosum*, *Tripleurospermum inodorum*. Представители второй группы были все в вегетативной фазе — *Achillea millefolium*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *Leontodon autumnalis*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago major*, *Ranunculus repens*, *Rumex acetosella*.

В табл. 1 указан видовой состав основных засорителей посевов многолетних трав. Часть из этих видов отмечена выше. Кроме них, следует выделить еще *Potentilla intermedia*, *Tanacetum vulgare*, *Taraxacum officinale*, дву-многолетний вид *Barbarea vulgaris* и однолетник *Tripleurospermum inodorum*. Однако в год посева, когда клевер и многолетние злаки достигают фазы розетки и кущения, основными сорными растениями являются однолетние и многолетние сорняки, характерные для посевов яровых культур. В последующие годы однолетние сорняки исчезают из посевов многолетних трав и господствующее положение занимают многолетники — хамефиты, геофиты, гемикриптофиты. С течением времени из этой группы выделяются сильные в конкурентном отношении геофиты *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, и несколько менее стойкие — *Equisetum arvense*, *Sonchus arvensis*. Все указанные четыре вида геофитов подвержены сильнейшему угнетению со стороны многолетних злаков и при полной сомкнутости стеблестоя обычно не произрастают.

В посевах пропашных культур зарегистрировано 32 вида сорно-полевых растений. Из них наиболее обременительны три геофита *Cirsium setosum*, *Equisetum arvense*, *Sonchus arvensis* и 5 терофитов — *Chenopodium album*, *Polygonum lapathifolium*, *Stellaria media*, *Tripleurospermum inodorum*.

Посевы льна засоряют 32 вида сорно-полевых растений; наиболее обилен *Elytrigia repens*. В связи с тем, что предшественником льна является клевер, в посевах льна в значительном количестве произрастали *Achillea millefolium*, *Cirsium setosum*, *Equisetum arvense*, т. е. виды, обычно засоряющие посевы клевера. Кроме того, часто встречались терофиты — *Capsella bursa-pastoris*, *Centaurea cyanus*, *Polygonum lapathifoilum*, ssp. *linicola*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*.

Экологический спектр всей растительности Костромской обл. освещен в работах Жадовского (1920) и П. И. Белозерова (1971). В данной статье

мы помещаем материалы по экологическому спектру сорно-полевых растений (табл. 2). Из 95 видов, зарегистрированных нами в осенний период, многолетники составляют 51 вид, из них в соответствии с системами Раункиера и Уйвароши можно выделить 5 видов хамефитов, 41 — гемикриптофитов, 5 — геофитов, кроме того 40 видов — терофиты, 4 — гемитерофиты. В соответствии с морфологическими типами стеблей и корневых систем корневищные растения представлены 11 видами, корнеотпрысковые — 7, стержнекорневые — 18, кистекорневые — 11, растения с ползучими стеблями — 4.

ТАБЛИЦА 2

Эколого-биологический спектр сорно-полевой флоры Костромской обл.

Жизненные формы	Озимые	Яровые	Многолетние травы
	количество видов, в %		
Хамефиты	1	3	4
Гемикриптофиты	13	22	28
Криптофиты (геофиты)	3	5	4
Терофиты	28	35	21
Гемитерофиты	4	3	3

Распределение этих жизненных форм в посевах различных культур неравномерно: среди культурных растений с коротким жизненным циклом преимущество в засорении имеют терофиты, а у растений с длинным жизненным циклом и продолжительным существованием посева — многолетники (табл. 2). Несколько повышенное число видов-терофитов в таких посевах возникает за счет выпада растений многолетних трав. Поселяясь на местах выпада, терофиты не играют значительной роли в засорении отмеченных выше посевов. Увеличение числа гемикриптофитов в посевах яровых произошло за счет смешанных посевов ячменя и клевера.

Из табл. 2 следует, что отбору жизненных форм, характерных для определенных биологических групп культурных растений, способствовали биологические свойства культурного растения и агротехнические приемы возделывания. Этот процесс протекал длительно, в течение всей истории земледелия. Он продолжается и в наши дни; примером тому служит вторжение в посевы клевера группы видов-гемикриптофитов из луговых сообществ, которые затем переходят в посевы других культурных растений.

Что касается времени самостоятельного обособления групп жизненных форм как сорно-полевых растений, то нам кажется, что наиболее древними сорными видами являются терофиты, которые засоряют посевы самых древних культурных растений — ячменя и пшеницы. Это несколько противоречит общему положению: терофиты считаются более молодой группой растительного мира (Тахтаджян, 1954, 1964). Геофиты, по-видимому, проникли в посевы с введением в культуру пропашных растений, где обработка почвы способствовала вегетативному размножению корнями и корневищами. Сорно-полевые гемикриптофиты мы считаем наиболее молодой группой.

Терофиты по циклу развития не являются однородной группой. Уйвароши (Ujvárosi, 1952) разделяет их на четыре группы по времени прорастания семян и плодоношения. T_1 — семена прорастают осенью и летом, плодоношение — весной; T_2 — семена прорастают чаще осенью, чем весной, плодоношение ранним летом; T_3 — семена прорастают весной, плодоношение ранним летом; T_4 — семена прорастают весной, плодоношение поздним летом. Такая схема терофитов, данная автором для условий Венгрии, может быть, по-видимому, использована для классификации терофитов лесной зоны и других растительных зон СССР. T_1 и T_2 мы считаем группами терофитов с озимым и яровым циклами развития. Как указано выше, виды этой группы способны перезимовывать как в со-

стоянии всходов, так и в состоянии цветения: *Capsella bursa-pastoris*, *Erysimum cheiranthoides*, *Thlaspi arvense*, *Cerastium caespitosum*, *Viola arvensis*, *Myosotis arvensis*. Первые три вида могут перезимовывать в состоянии цветения даже на пределе лесной зоны (в Мурманской обл.). Однако вся эта группа видов обладает способностью всходить весной в посевах яровых и пропашных культур, т. е. развиваться по яровому типу (Шлякова, 1958). Биологическая дифференциация у некоторых видов этой группы сопровождается не только разнокачественностью семян, но и наличием морфологически различных форм яровых и озимых растений (*Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*). По-видимому, именно эту биологическую разнокачественность группы терофитов имел в виду А. И. Толмачев (1940) когда указывал на отсутствие стабильности озимости и яровости у некоторых сорных видов Архангельской обл. Популяционную разнокачественность *Capsella bursa-pastoris*, *Erysimum cheiranthoides* отмечают С. А. Маркова (1971) и М. В. Марков, (1976). Обособившиеся как сорно-полевые растения в горных районах Древнего Средиземноморья в условиях равнинной лесной зоны они распадаются на внутривидовые не только биологические, но и морфологические формы, что свидетельствует о высокой пластичности этих сорных видов.

Терофиты группы T_3, T_4, по Уйвароши, — типично яровые растения. Резкой разницы по циклу развития этих видов не наблюдается в пределах лесной зоны: признак яровости у них стоек, биологически эта группа однородна. К T_3 и T_4 относятся виды рода *Galeopsis* — среднеевропейский элемент флоры, сегетальные виды рода *Chenopodium* — среднеевропейский, древнесредиземноморский элемент и *Galium aparine* — средиземноморский элемент и многие другие виды. Однако в степной зоне, в Крыму, некоторые представители T_3 и T_4 развиваются как зимующие растения (Кожевников, Махаева, 1974). Отмечается разнокачественность группы по всхожести семян: некоторые виды в Крыму дают высокую всхожесть семян (*Galium aparine* и *Senecio vulgaris* — лесной европейско-азиатский вид), а другие — низкую (*Euphorbia helioscopia* — европейско-древнесредиземноморский вид и *Fumaria officinalis* — европейско-средиземноморско-западноазиатский вид). Промежуточное положение между T_1 и T_2, с одной стороны, и T_3, T_4 с другой, занимают виды, способные в лесной зоне прорастать осенью, но не способные перезимовывать (см. выше).

Приведенные примеры вариаций среди жизненных форм «терофитов» свидетельствуют о приспособительных возможностях этих сорных растений.

Примером пластичности, свойственной сорным растениям, является группа видов, которые в подзонах смешанных и широколиственных лесов способны развиваться как терофиты в яровых и озимых посевах и как гемикриптофиты — в посевах многолетних трав (*Barbarea vulgaris*, *Melandrium album*). Эта группа видов не выделена Уйвароши в качестве самостоятельной жизненной формы, поэтому мы считаем возможным обособить ее как гемикриптофиты-терофиты (Н-Т). В нее мы включаем все гемикроптофиты, способные в пределах растительной зоны давать однолетние формы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов К., Н. Шляков. (1926). Органическая природа с-ца Гвоздиково. Тр. Солигалич. отдел. Костромского научн. общ., 5. — Агроклиматический справочник по Костромской области (1961). — Белозеров П. И. (1971). Эколого-систематическая характеристика флоры Костромской области. Уч. зап. Костромск. гос. пед. инст., Ярославск. гос. пед. инст., 17, биол. науки. — Бобров И. (1924). Материалы по изучению сорно-полевой растительности Костромской губернии. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 33. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня (культурно-фитологический очерк). Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10. — Высоцкий Г. Н. (1923). О моноподиально-корневищных травах. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 13, 3. — Высоцкий Г. Н. (1926). О некоторых формах корнеотпрыскового возобновления. — Жадовский А. Е. (1913). Ботанические исследования в Костромской губернии летом 1913 г. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 2. — Жадовский А. Е. (1920). Экологический спектр костромской флоры. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 16. — Жа-

довский А. Е. (1921). Критические заметки по флоре Костромской губернии. Тр. Костромск. общ. по изуч. местн. края, 9—13. — Казакевич Л. И. (1922). Материалы к биологии растений юго-востока России. (Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников). Бюлл. Отд. прикл. бот. Саратовск. с/х станции, 18. — Кожевников С. К., Л. В. Махаева. (1974). Биология прорастания зимующих сорняков. Бот. ж., 59, 7. — Косинский К. К. (1912). К флоре Костромской губернии. Изв. Гл. бот. сада, 13. — Косинский К. К. (1915). Список сосудистых споровых и цветковых растений Костромской губернии. Изв. Гл. бот. сада, 15, 1—6. — Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. Тр. по прикл. бот., 2, 2. — Мальцев А. И. (1936). Сорные растения СССР и меры борьбы с ними. — Марков М. В. (1976). Ценотические популяции пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.) в различных агрофитоценозах. Автореф. канд. дисс. — Маркова С. А. (1971). О популяционном состоянии желтушника левкойного.Вопросы агрофитоцен. — Мейснер И. Ф. (1899). Материалы для флоры Костромской губернии. Матер. по изуч. фауны и флоры Росс. империи. Отдел. бот., 2. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Толмачев А. И. (1940). К вопросу об устойчивости озимости и яровости у некоторых сорных растений. Сов. бот., 5—6. — Шлякова Е. В. (1958). Сорные растения Мурманской области и меры борьбы с ними. — Balázs F. (1949). Magyarország gymnövényeinek életforma analizise (Lebensformanalyse der Unkräuter Ungaris). Agrartudomany, 1, 2—3. — Ostrovskii A. (1868). Liste des plantes du gouvernement de Kostroma. — Raunkiaer C. (1936). Plant lief forms. Oxford. — Ujvárosi M. (1952). Die Unkräutarten der Ungarischen Ackerböden und ihre Lebensformanalise. Acta Agronom. Acad. Sci. Hung., 2, 3—4.

Ленинград. Получено 30 VI 1976.

УДК 631.82+631.626.5 : 581.132 : 582.475

А. В. Веретенников, В. Н. Коновалов

ДЕЙСТВИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ И ОСУШЕНИЯ НА ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ *PICEA ABIES* KARST. *(PINACEAE)*

A. V. VERETENNIKOV, V. N. KONOVALOV. THE EFFECT OF MINERAL FERTILIZATION AND DRAINAGE ON THE POTENTIAL PHOTOSYNTHESIS *PICEA ABIES* KARST. (*PINACEAE*)

На осушенных переходных торфяных почвах ельника осоково-хвощево-сфагнового северной подзоны тайги (Архангельская обл.) изучено влияние минеральных удобрений на фотосинтез ели. Показано положительное воздействие минеральных удобрений, особенно полных и фосфорных, на фотосинтетическую активность деревьев. Реакция усиливается при повышении нормы осушения.

Известно, что фотосинтез растений чувствителен к условиям минерального питания. Показано весьма многообразное воздействие макро- и микроэлементов на активизацию или блокирование деятельности многочисленных ферментных систем растений, ответственных за фотосинтетическое фосфорилирование, восстановление углекислоты при фотохимических реакциях в хлоропластах, направленность и скорость реакций цикла карбоновых кислот, синтез ДНК и РНК и многие другие процессы (Hewitt, 1958, 1963; Pirson, 1958; Арнон, 1962, и др.). Но, пожалуй, наиболее сильно влияние минеральных элементов на фотосинтез проявляется опосредованно через воздействие на другие процессы обмена веществ (Бриллиант, Белова, 1938; Щербаков, 1946, 1948; Алексеев, Гусев, 1957; Дорохов, 1957; Ничипорович, Чень-Инь, 1959; Keller, Koch, 1962; Анисимов, 1973, и др.). Однако имеется мало фактических данных о действии минеральных элементов на фотосинтез древесных (особенно хвойных) растений (Царегородцева, Новицкая, 1970; Новицкая, 1971). Для хвойных древесных пород на осушенных торфяных почвах подобных сведений, в особенности для северной подзоны тайги, практически нет.

Известно, что торфяные почвы заболоченных лесов, как правило, бедны минеральными элементами, особенно фосфором и калием (Лупинович, Голуб, 1952; Huikari, 1958; Mustanoja, Leaf, 1965; Heikurainen, 1967; Вомперский, 1968; Победов, 1969; Пьявченко, 1971; Holmen, 1972, и др.), поэтому одно лишь осушение не дает максимального повышения продуктивности заболоченных лесов. В связи с этим представляется важным изучение комплексного воздействия дренажа и внесения минеральных удобрений на некоторые стороны обмена веществ, в частности на интенсивность процесса фотосинтеза.

Изучение реакции фотосинтетического аппарата на осушение и внесение минеральных удобрений имеет без сомнения важное не только теоретическое, но и практическое значение, в частности при проектировании параметров лесоосушительной сети и установлении норм внесения удобрений.

Объект и методика исследования

Данное исследование проведено в 1973—1976 гг. в Холмогорском лесхозе Архангельской обл. (северная подзона тайги) в ельнике осоково-хвощево-сфагновом VI класса возраста. Состав насаждения 7Е2Б1С. Почва торфяная, маломощная, переходная. Осушение проведено в 1932 г. открытыми канавами с расстоянием между ними в 180 м. В июле 1973 г. на отдельных экспериментальных площадках со средним расстоянием от осушителя в 20, 40 и 60 м в почву были внесены минеральные удобрения по схеме $N_{90}P_{120}K_{60}$, $P_{120}K_{60}$ и P_{120} в нормах, обычно рекомендуемых для подобных лесорастительных условий (Huikari, 1967; цит. по: Победов, 1969, и др.). В качестве удобрений использовали мочевину, фосфоритную муку и хлористый калий.

Осушение понизило уровень почвенной воды. В период исследования оптимальные условия увлажнения в течение всего вегетационного периода были лишь в узкой приканавной полосе на расстоянии в среднем 20 м от осушителя. В центре межканавного пространства уровень почвенной воды находился в непосредственной близости от поверхности почвы (5—10 см) и лишь в отдельные промежутки времени опускался ниже 20 см. В июне 1976 г. наблюдалось затопление поверхности почвы в лесу.

Зольность верхнего слоя почвы (20 см) увеличилась с 7.5% на контрольном неосушенном участке до 14.7% в приканавной полосе (20 м от канавы), а объемный вес соответственно — с 0.09 до 0.17 г/см^3.

Под влиянием осушительной мелиорации произошло уменьшение содержания подвижных форм фосфора и калия. Так, в приканавной полосе в верхнем слое почвы (20 см) в среднем содержится 9.2 мг P_2O_5 и 39.3 мг K_2O на 100 г сухой почвы, в то время как на контрольном участке — 10.7 и 76.6 мг соответственно. Осушение привело к увеличению валового содержания азота, фосфора и калия, несколько сузилось отношение C : N.

Внесение минеральных удобрений положительно сказалось на некоторых свойствах торфяной почвы. Под влиянием удобрений произошел небольшой сдвиг в сторону подщелачивания реакции почвенной среды: значение pH (солевое) повысилось с 3.5—3.8 до 4.3—4.9, увеличилось содержание в почве подвижных форм фосфора в 1.3—2.7 и калия в 1.5—4.0 раза; общего фосфора — на 35—50 и калия — на 43—88%; сузилось отношение углерода к азоту (с 13.0—21.2 до 11.8—17.6) и т. д.

Под влиянием минеральных удобрений заметно повысилось содержание NPK в хвое и коре побегов ели. Так, на расстоянии 60 м от осушителя количество азота за 1973—1975 гг. в однолетней хвое увеличилось при внесении NPK в среднем на 9, на расстоянии 40 м — на 11 и на расстоянии 20 м от канавы — на 12% по сравнению с контрольными участками (погрешность в парных определениях не превышала 3—5%); фосфора — соответственно на 17, 20 и 22%; калия — на 23, 37 и 54%. В коре однолетних побегов ели на опытных площадках в приканавной полосе содержание общего азота повысилось в среднем на 10%, на расстоянии 40 м — на 8% и на расстоянии 60 м — на 7%; фосфора — на 18, 17 и 15%; ка-

лия — на 30, 12 и 7% соответственно. С увеличением возраста побегов содержание указанных питательных элементов в хвое и коре побегов ели несколько уменьшается.

Естественно было предположить, что изменение водного режима и питательного статуса мелиорированной торфяной почвы и деревьев ели скажется на ходе фотосинтетической активности ели.

Интенсивность фотосинтеза хвои разного возраста ели определялась радиометрическим методом, разработанным лабораторией фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Заленский и и др., 1955). Общая первоначальная концентрация CO_2 была равна 1%. Определения фотосинтеза проводили 5—6 раз в месяц на каждом участке в солнечные бездождевые дни. На указанных экспериментальных участках подбирали биогруппы ели. Из каждой биогруппы выбирали по три наиболее характерных для данного участка дерева. Для определения фотосинтеза брали ветки с верхней трети кроны дерева. Параллельно с определением интенсивности фотосинтеза определяли освещенность люксметром Ю-16, температуру и влажность воздуха — психрометром Ассмана.

Интенсивность фотосинтеза определяли в течение июня—августа. Всего за исследуемый период проведено 3428 определений фотосинтеза и 2143 измерений освещенности.

Результаты и обсуждение

Наиболее обширные данные по фотосинтезу хвои разного возраста по ходу вегетации на сравниваемых объектах получены в 1974 и 1975 гг. Они были объединены в несколько групп в зависимости от освещенности: до 20, 20—35 и свыше 35 тыс. люкс при прочих равных условиях. Из них следовало, что внесение полного минерального удобрения (NPK) на всех экспериментальных участках приводит к активизации фотосинтеза, причем различия между контрольными и опытными деревьями вполне достоверны, особенно для контроля и приканавной полосы. Влияние одного фосфорного удобрения также сказалось положительно, но различия, за исключением контроля и приканавной полосы, менее достоверны. Под действием фосфорно-калийного удобрения происходило некоторое повышение активности фотосинтеза. Показатель точности при более высоких интенсивностях света между контролем и приканавной полосой не превышал 5%, между контролем и полосой на расстоянии 40 м он колебался в пределах 4.2—7.7, а между контролем и полосой на расстоянии 60 м — 3.8—10.1%. Коэффициент вариации составил 18—30%.

Аналогичная картина наблюдалась и в июле 1976 г., за исключением того факта, что и на фоне РК отмечено существенное повышение интенсивности фотосинтеза по сравнению с контролем.

В целом можно считать, что с повышением нормы осушения интенсивность фотосинтеза под влиянием минеральных удобрений возрастает. Совместное действие осушения и минеральных удобрений активизирует фотосинтез. Например, у однолетней хвои ели в приканавной полосе фотосинтез усиливается в 1.9—2.4 раза. Фосфорные удобрения в комплексе с дренажем повышают интенсивность фотосинтеза в 1.6—2.3 раза и фосфорно-калийные — в 1.4—1.7 раза. В середине межканавной полосы комплексная мелиорация сказалась в меньшей степени: интенсивность фотосинтеза однолетней хвои возросла в 1.1—1.5 раза. Это указывает на то, что при существующей системе лесоосушения не создается оптимальных условий водно-воздушного режима почвы на всей площади межканавного пространства.

В данных условиях исключительно эффективным оказалось фосфорное удобрение. Очевидно, в почве исследуемого ельника содержится мало этого элемента. Положительно сказалась и дополнительная подкормка азотным удобрением. Положительное влияние фосфорных удобрений на рост древесных растений в подобных условиях местопроизрастания отмечено в литературе многими авторами (Huikari, 1958; Mustanoja, Leaf, 1965;

Heikurainen, 1967; Dickson, 1969, и др.). Активизация фотосинтетической деятельности хвои под влиянием минеральных удобрений связана не только с непосредственным действием указанных минеральных элементов на фотосинтез, но и с воздействием их на другие процессы метаболизма — водный режим, дыхание, отток ассимилятов и т. д.

Положительное влияние калия в данных опытах могло не проявиться, так как он был внесен в виде соли хлористого калия. Ионы хлора, накапливаясь в хвое, могут оказать неблагоприятное воздействие на многие стороны метаболизма, в том числе и на фотосинтез (Генкель, 1954; Алексеева, 1957; Матухин, 1960; Строгонов и др., 1960; Гончарик, 1968, и др.).

Результаты проведенных исследований показывают, что интенсивность фотосинтеза ели под влиянием полного минерального удобрения оказывается более высокой, чем на неудобренных площадках. Этот факт наблюдается, несмотря на подтопление в отдельные периоды вегетации корнеобитаемых горизонтов почвы на участках, наиболее удаленных от осушительных канав. На основании этого можно сделать предположение о том, что внесение минеральных элементов, особенно, по-видимому, азота, частично снимает отрицательное влияние корневой аноксии. Подобное явление уже наблюдалось в вегетационных опытах, проводимых как с травянистыми, так и с древесными растениями (Сказкин, Федорова, 1961; Mustanoja, Leaf, 1965, и др.).

В целом анализ полученных результатов свидетельствует о том, что и в условиях северной подзоны тайги минеральные удобрения в комплексе с осушением оказывают положительное влияние на интенсивность фотосинтетической деятельности хвои ели в ельнике осоково-хвощево-сфагновом, а также на некоторые другие процессы обмена веществ (Коновалов, Веретенников, 1976), что должно вести к более усиленному биосинтезу древесины и тем самым к повышению лесохозяйственного урожая, особенно при более высокой норме осушения.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М., Н. А. Гусев. (1957). Влияние минерального питания на водный режим растений. — Алексеева Т. А. (1957). Исследования фотосинтеза и дыхания некоторых древесных пород Теллермановского опытного лесничества. Автореф. канд. дис., М. — Анисимов А. А. (1973). Характер и пути воздействия элементов минерального питания на передвижение ассимиляторов. Уч. зап. Горьковск. гос. унив., 168. — Арнон Д. И. (1962). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Тр. V МБК. Механизм фотосинтеза. — Бриллиант В. А., Т. А. Белова. (1938). К вопросу о физиологическом значении калия. II. О влиянии калия на газовый обмен и накопление углеводов и азота у *Perrilla ocymoides*. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Эксп. бот., 3. — Вомперский С. Э. (1968). Биологические основы эффективности лесоосушения. — Генкель П. А. (1954). Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. — Гончарик М. Н. (1968). Физиологическое влияние ионов хлора на растения. — Дорохов Л. М. (1957). Минеральное питание как фактор повышения продуктивности сельскохозяйственных растений. Автореф. докт. дис., М. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Коновалов В. Н., А. В. Веретенников. (1976). Реакция ели на осушение и внесение минеральных удобрений в условиях северной подзоны тайги. Тез. VII симп. «Биологические проблемы Севера». Петрозаводск. — Лупинович Н. С., Т. Ф. Голуб. (1952). Торфяно-болотные почвы БССР и их плодородие. — Матухин Г. Р. (1960). Физиология приспособления культурных растений к засолению почвы. В кн.: Физиология устойчивости растений. М. — Ничипорович А. А., Чень-Инь. (1959). Фотосинтез и поглощение элементов минерального питания и воды корнями растений. Физиол. раст., 6, 5. — Новицкая Ю. Е. (1971). Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. — Победов В. С. (1969). Применение удобрений в лесном хозяйстве. — Пьявченко Н. И. (1971). Азотно-минеральное питание лесной растительности на болотах и осушительная мелиорация. В кн.: Болота Карелии и пути их освоения. — Сказкин Ф. Д., Ю. М. Федорова. (1961). Влияние избыточного увлажнения почвы и азота на некоторые физиологические процессы и урожай ячменя в связи с его стадийным развитием. ДАН СССР, 139, 6. — Строгонов Б. П., Н. И. Шевякова, Л. П. Лапина. (1960). О механизме токсического действия солей на растения. В кн.: Физиология устойчивости растений. М. — Цaрегородцева С. О.,

Ю. Е. Новицкая. (1960). Сезонные изменения состояния хлорофилл-белкового комплекса хвои ели в зависимости от условий минерального питания. Лесоведение, 4. — Щербаков А. П. (1946). Калий как регулятор ферментативных процессов в растениях. Тр. ИФР АН СССР, 3, 2. Сообщение 1. — Щербаков А. П. (1948). Калий как регулятор ферментативных процессов в растениях. Тр. ИФР АН СССР, 4, 1. Сообщение 2. — Dickson D. (1969). Uptake of nutrients following fertilisation of sitka spruce on deep peat in northern Ireland. J. Sci. Fd. Agric., 20. — Heikurainen L. (1967). The effects of manuring on organic soils. Proc. of the V-th colloq. of the Internat. potash institute. — Hewitt E. (1958). The role of mineral elements in the activity of plant ensyme systems. Hand. Pflanz., IV. — Hewitt E. (1963). The essential nutrient dements: requirements and interactions in plants. Plant. physiol., 111. — Huikari O. (1958). Afforestation of the swam lands of Finland. World Grops., 10, 1. — Holmen H. (1972). Skogsgödsling i Sverige 1971. Skogs-och Landbruksakademiens Tidskrift. 3, 1/2. — Keller T., W. Koch. (1962). Der Einfluss der Mineralstoffernährung auf CO_2-Gaswechsel und Blattpigmentgehalt der Pappel. Schweiz. Anst. für das forst. Versuch., 38, 2. — Mustanoja K. I., A. L. Leaf. (1965). Forest fertilization research 1957—1964. Bot. rev., 31, 3. — Pirson A. (1958). Mineralstoffe und Photosynthes Handbuch der Pflanzenphysiologie, IV.

Воронежский лесотехнический институт,
Архангельский институт
леса и лесохимии.

Получено 26 VII 1977.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58 (47+57) : 634.0.2

С. А. Дыренков

О РАБОТАХ А. А. КОРЧАГИНА В ОБЛАСТИ ЛЕСОВЕДЕНИЯ

S. A. DYRENKOV. ON THE WORKS BY A. A. KORCHAGIN IN THE FIELD OF THE FOREST SCIENCE

Сделан обзор основных работ А. А. Корчагина в области лесоведения. Особое внимание уделено разработанным им проблемам классификации лесной растительности, внутривидового (популяционного) состава растительных сообществ, учения о синузиях. Показаны огромный вклад А. А. Корчагина в изучение структуры и динамики растительного покрова Русского Севера, тесная связь его исследований в лесоведении с запросами лесного хозяйства и задачами охраны природы.

Среди современных русских биологов А. А. Корчагин (1900—1977) является выдающимся примером ученого-энциклопедиста. А. А. Корчагин был специалистом в области геоботаники, систематики растений (особенно бриологии), ботанической и физической географии, экологии, лесоводства, истории науки.[1]

А. А. Корчагин на протяжении всей своей научной деятельности оставался верен исследованию проблемы «Структура и динамика лесной растительности на европейском Севере».

Результаты изучения этой проблемы представлены более чем в 30 научных публикациях, в том числе в его первой статье (1926), докторской диссертации (1940а) и крупнейшей работе «Строение растительных сообществ» (1976).

Первое самостоятельное исследование А. А. Корчагина было выполнено на кафедре ботаники Лесного института под руководством А. П. Шенникова и посвящено лесной и луговой растительности территории учебно-опытного Парголовского лесничества (Корчагин, 1926).

Целью небольшого по масштабам исследования было «выяснить, какие типы травянистых ассоциаций (лугов и луговых болот) появляются после сведения леса, тождественны ли они, независимы от типа леса, на месте которого они развиваются, или же после каждого типа леса развивается определенная травянистая ассоциация» (1926, с. 5). Для ответа на эти вопросы А. А. обследовал на значительной территории все травянистые ассоциации и все типы леса, окружающие их и находящиеся с ними в идентичных условиях местообитания.

При определении объекта исследования (в терминах того времени) А. А. Корчагин избежал смешения понятий, относящихся к разным уровням исследования: фитоценологическому и экосистемному (биогеоценологическому), как это часто случалось в те годы и что не изжито до сих пор.

Большинство советских геоботаников (фитосоциологов) понимали ассоциацию как отвлеченную таксономическую единицу, объединяющую сходные конкретные единицы растительности — сообщества, по В. Н. Сукачеву (1922), участки ассоциаций, по В. В. Алехину (1925). Хотя это и

[1] Биографические данные о А. А. Корчагине содержатся в статье Е. П. Матвеевой и И. В. Сырокомской (1970).

противоречило международному определению понятия «ассоциация», принятому Ботаническим конгрессом в Брюсселе 1910 г.,[2] но само по себе не могло быть и не являлось препятствием в создании русскими (советскими) учеными «физиономических» [3] классификаций растительности.

Все дело в том, что термин «ассоциация» был употреблен Сукачевым как синоним «типа леса», а следовательно, и синоним «типа насаждений», «типа ландшафта», «биоценоза», по Г. Ф. Морозову (Морозов, 1924, с. 369). К этому добавилось затруднение, созданное неточным переводом В. Н. Сукачевым термина «habitat», что было подмечено А. А. Корчагиным. Действительно, на конгрессе в Брюсселе в понятие «habitat» (местообитание) включали «не только внешние, т. е. климатические, геологические, физико-химические условия существования сообщества, но и все те влияния, которые вносит растительность сообществ: свой фитоклимат и все почвенные процессы, зависящие от него» (Корчагин, 1926, с. 7).

Из постановлений Конгресса было ясно, что одному и тому же местообитанию может соответствовать только одно сообщество. Но, как замечает А. А. Корчагин, «Сукачев (1922) пишет, что одному местообитанию может соответствовать несколько ассоциаций в зависимости от влияния человека и от того, что многие растения не достигли своего ареала распространения. Алехин (1925) перечисляет 6 случаев замещения ассоциаций на одном и том же местообитании в тождественных условиях.

Ясно, что эти авторы понимают местообитание как с у м м у в с е х в н е ш н и х у с л о в и й с у щ е с т в о в а н и я м и н у с в л и я н и е р а с т и т е л ь н о с т и» (1926, с. 8, разрядка здесь и далее моя, — *С. Д.*).

А. А. Корчагин работал на кафедре В. Н. Сукачева в Лесном институте, где в ту пору все жили идеями Морозова и где на их основе, в борьбе противоречий и, к сожалению, при некотором смешении понятий и терминов рождалась биогеоценологическая концепция «позднего» Сукачева. Но в это же время А. А. слушал также лекции Шенникова в Ленинградском университете (с 1924 г.), в которых научные понятия трактовались более традиционно и более логично.

Шенников (1917) с самого начала предостерегал от объединения в «ассоциацию» сообществ только по внешнему сходству, которое он называл «ложным сходством», так как по нему легко можно объединить в одну ассоциацию сообщества разных местообитаний. Он предлагал разделять понятия «statio» и «habitatio», как это и было решено на конгрессе в Брюсселе, а именно: «statio» — это геоморфогенетическая единица (близко к трактовке «habitat» Сукачева), а «habitatio» — местообитание, где учитывается и влияние растительности.

А. А. Корчагину предстояло сделать выбор между позицией «раннего» Сукачева, непоследовательной, но, как мы знаем теперь, перспективной в смысле рождения новой биогеоценологической концепции, и позицией А. П. Шенникова, традиционной для классификации растительности в русской геоботанической школе.

А. А. Корчагин в этом вопросе стал последователем Шенникова. Это не помешало ему понять биогеоценологическую концепцию, позже блестяще и последовательно разработанную В. Н. Сукачевым. И никто еще не сумел более наглядно показать преемственность идей Г. Ф. Морозова в трудах В. Н. Сукачева, чем это сделал А. А. Корчагин (1967).

Как выход из положения с двусмысленностью термина «ассоциация» А. А. в работе 1926 г. предлагает вместо «ассоциации по В. Н. Сукачеву» поставить термины «сборная ассоциация», или «группа ассоциаций»,

---

[2] Определение ассоциации, принятое по предложению Флэхолта и Шретера на Ботаническом конгрессе в Брюсселе, следующее: «Ассоциация — это растительное сообщество с определенным флористическим составом, однородными условиями местообитания и единообразной физиономией (внешностью)» (по: Braun-Blanquet, 1964, S. 21).

[3] В своей работе 1940 г. А. А. называет подобного рода классификации «эколого-физиономическо-фитоценологическими» (с. 23).

«в пределах которой надо уже различать отдельные ассоциации, объединяющие сообщества с одинаковым генезисом» (с. 6). В этом случае он берется показать, что каждому типу леса соответствует определенный тип луга или лугового болота, который может состоять из: 1) одной ассоциации; 2) экологического ряда ассоциаций в пределах колебания типа леса; 3) генетического ряда и 4) онтогенетического ряда, возникшего под влиянием внешних воздействий, не входящих в «среду сообществ», например выпас животных, вмешательство человека, пожар и т. п.

Обратимся к системе изложения материала, по которой можно проследить положение единиц предлагаемой классификации (ассоциаций) и их ординацию по признакам внешней среды (условия дренажа, почва, четвертичные отложения). Таблица (Корчагин, 1926, с. 20) является частью «Сводной таблицы. . .» А. А. Корчагина, дающей представление о дивергенции сукачевских широких «лесных ассоциаций» (Piceetum oxalidoso-myrtillosum) в связи с удалением древесного яруса и развитием луговой растительности. Причина дивергенции — неодинаковая «среда», т. е. разные типы местообитаний.

Геологические отложения	Почва	Условия дренажа	Лесная ассоциация	Луговые и лугово-болотные ассоциации
1. Рыбное озеро	Суглинистая подзолистая на моренном суглинке	Хорошо дренированные	Piceetum oxalidoso-myrtillosum	Anthoxanteto-nardetum, Nardetum
. . . .				
6. Литориновые отложения	Супесчаные подзолистые глеевые на глине	Хорошо дренированные	Piceetum oxalidoso-myrtillosum	Deschampsietum→Caricetum

Появление Anthoxanteto-nardetum и Nardetum на месте Piceetum oxalidoso-myrtillosum, занимающего слабо возвышенные места или места, хорошо дренированные реками и ручьями, с подзолисто-суглинистыми почвами, подстилаемыми моренным валунным суглинком, представляет собой не стадии смен растительности, а субассоциации по положению: первая — на ровном месте, вторая — на более низких и поэтому более выщелоченных местах. В то же время Deschampsietum → Caricetum — это определенная фаза смен при заболачивании в связи со сведением леса.

Изучение динамики двух типов растительности приводит А. А. Корчагина к мысли о «генетической классификации»: «Построить схему развития каждого типа луга и лугового болота, уловить ту цепь ассоциаций, которую они проходят после сведения леса, выяснить те экологические ряды ассоциаций, которые соответствуют каждому типу леса, — вот задача генетической классификации» (1926, с. 28).

Отдавая себе отчет в том, что ему удалось построить только экологические ряды ассоциаций, соответствующих каждому типу леса, А. А. Корчагин высказывает суждение о практическом значении «генетической классификации»: «Мне кажется, что генетическая классификация и есть та основа, на которой должно развиваться как теоретическое луговедение, так и практическое луговодство. Последнюю сторону я особенно подчеркну. Построив соотношение лесов и лугов района, всегда можно будет по типу леса судить и о типах луга и лугового болота, которые развиваются на месте этого типа, что необходимо знать при колонизации новых районов. Имея такую классификацию, можно заранее наметить одни типы как абсолютно лесные, другие как абсолютно луговые, третьи как полевые, четвертые как запасной мелиоративный фонд и т. д.» (1926, с. 28).

Сравнивая приведенные цитаты с выдержками из работ В. Н. Сукачева (1915), легко обнаружить, что представление о генезисе надорганизмен-

ных систем у молодого Корчагина более узкое и менее правильное. В. Н. Сукачев писал следующее: «Говоря о сущности ассоциаций, их свойствах и сменах, нельзя не затронуть вопроса об их классификации. Классификация ассоциаций, как и многих других объектов, помимо своего практического значения, которое она может иметь, например, для сельского хозяйства, важна еще потому, что она является выражением того, что мы знаем вообще об ассоциациях и является методом познания их. Если оставить в стороне чисто практические цели, и стремиться найти основы такой классификации, которая отвечала бы указанной выше чисто научной цели, то такой классификацией может быть только генетическая, т. е. основанная на происхождении и истории развития ассоциаций. В этом отношении нельзя не согласиться с Британским комитетом для сохранения и изучения британской растительности, что „является в высшей степени желательным введение генетического принципа в классификацию единиц растительности; он будет здесь также плодотворен, как в систематике" (см. записку Flahault и Schröter к III-му Ботаническому конгрессу в Брюсселе в 1910 г.).

Необходимо заметить, что выражение „генезис" по отношению к растительности употребляется различными авторами различно. Одни под генезисом ассоциации имеют в виду его филогенезис, допуская, что растительная ассоциация, как нечто целое, имеет свою историю, что она эволюционировала в течение длительного периода времени, геологически измеряемого, подобно растительному виду, что ассоциация не есть собрание случайно попавших в одно место растений, нашедших для себя благоприятные почвенные и другие условия, а что она слагалась медленно и постепенно вырабатывалась та связь, те социальные отношения, о которых была выше речь.

Другие, говоря о генезисе ассоциаций, имеют в виду постепенное формирование ассоциации в данном месте. Третьи, наконец, имеют в виду внешние условия существования, обусловившие появление в данном месте определенных ассоциаций. Понятно, что о генезисе по существу мы можем говорить только в первом смысле» (Сукачев, 1915, с. 115—116).

Заметим, что и спустя 50 лет, более осторожно применяя термин «генезис» к фитоценозам, биоценозам и биогеоценозам, В. Н. Сукачев писал: «Если применять термин генезис в динамике биогеоценозов, то лишь тогда, когда речь идет о сингенетических и эндогенетических сукцессиях» (Сукачев, 1964, с. 41). В дальнейшем А. А. Корчагин вернется к вопросу генетической классификации, но уже в полном согласии с идеями В. Н. Сукачева.

После окончания Лесного института А. А. Корчагин работал старшим ассистентом Северной экспедиции Вологодской областной сельскохозяйственной опытной станции. Здесь летом 1926 г. под руководством А. П. Шенникова он исследовал типы леса двух, отличающихся структурой ландшафта районов Тотемского уезда: района северных лёссовидных суглинков в Сухонском лесничестве и района пермских глин в Брусьненском лесничестве.

Представленный фактический материал (Корчагин, 1929) невелик (21 пробная площадь заложена автором и 5 он нашел возможным по удовлетворительному качеству описаний заимствовать у лесоустроителей), однако статья интересна тем, что намечает почти весь круг позднейших интересов А. А. Корчагина как исследователя наших северных лесов: «во-первых, представить все господствующие, характерные типы *каждого района*, во-вторых, проследить как изменение самих типов, так и изменение *таксационных элементов их* в связи с изменением рельефа и, в-третьих, найти близко конвергирующие типы, встречающиеся в различных геоботанических районах и установить их порайонное различие» (1929, с. 288). Его интересует также вопрос об амплитуде колебаний признаков типа леса.

Работая по методике В. В. Гумана с закладкой пробных площадей размером в $^1/_4$ га, А. А. напрасно полагал тогда, что полученные таким путем

данные «передают картину таксационного видового состава и строения типа леса не менее точно, чем площадь в 1 га . . . при условии тщательного выбора в смысле однородности и типичности» (1929, с. 289). Но, работая даже и с такими небольшими пробными площадями, А. А. Корчагин сформулировал свое, подтвержденное позже массовым экспериментальным материалом многих исследователей представление о девственном темнохвойном лесе: «Девственный лес, т. е. лес, нетронутый влиянием человека (рубки, пастьба скота и т. д.) находится постоянно в равновесии (при условии неизменности климата). Старшие деревья отмирают на корню, зрелые переходят в старшие, созревающие в зрелые и т. д., происходит передвижение возрастов. Весьма вероятно, что %-ное отношение деревьев различного возраста, различных ступеней толщины и др. элементов типа постоянны. Девственный лес всегда разновозрастный и неизменный, он живет, сохраняя всегда одну и ту же структуру. Определенный % деревьев отмирает, определенный % подроста появляется. Каждый тип леса имеет постоянными как средние, так и максимальные возраст, диаметр, высоту, прирост и т. д.» (1929, с. 291).

В отечественном лесоведении после В. Богушевского (1912) А. А. Корчагин сделал следующий шаг в построении гипотезы о структуре и динамике разновозрастных еловых лесов Русского Севера.

Более чем кто-либо из лесных геоботаников того времени А. А. Корчагин задержал свое внимание на структуре древесного яруса ценозов и, как и в первой своей работе, настаивал на необходимости учитывать происхождение, динамику типов леса. В этом он шел впереди установок «раннего» Сукачева, считавшего основным признаком ассоциации (пока синоним «тип леса») «фитосоциальный строй». Так, А. А. Корчагин пишет: «Два совершенно однородные по строю типа леса с одинаковым древесным ярусом, травянистым и моховым покровом после пожара дают совершенно различные картины: один возобновляется через сосну с примесью березы и осины (район пермских глин, перекрытых валунною ледниковою супесью), а другой только через березу и никогда не через сосну (район южных и северных лессовидных суглинков), и эти признаки константны для типов каждого из районов» (1929, с. 293). И далее А. А. Корчагин отмечает внешнюю конвергенцию типов: «при более детальном исследовании и изучении не только их видового состава, но и жизни и смен можно будет их расчленить». Пока он предлагает на основании наблюдений за пирогенными сменами отмечать отличия типов леса первого из названных районов добавлением к названию слова «permense».

А. А. Корчагин, говоря о типах леса, уже с этого момента никогда не ограничивается названием растительной ассоциации, а всегда указывает их принадлежность к конкретным для географического района типам местообитаний. Например:

Группа II. Piceeta polytrichosa

. . . 7. Piceetum humidum — на нижних частях очень пологих склонов. . .

8. Piceetum densum — еще ниже по рельефу, вероятно, стадия заболачивания предыдущего типа.

9. Piceetum humidum permense — в тех же элементах рельефа, что и Pic. humidum, к которому он близок по видовому составу» (1929, с. 302).

По вопросу о географическом замещении типов леса на изотопических местообитаниях он замечает, что поставленный в схему В. Н. Сукачева (1927) как центральный Piceetum oxalidosum на Севере (в Вологодской губернии) совершенно не встречается, его заменяют другие типы: в Тотемском уезде — Piceetum sorbosum, а севернее — Piceetum myrtilloso-oxalidosum.

Естественно, что выделяемые А. А. Корчагиным «типы леса» (с учетом однородности не только строя растительной ассоциации, но и местообитания, и формы динамики) были у́же, чем у Сукачева, по показателям продуктивности. «В одном и том же варианте типа у меня никогда не было 2-х

бонитетов», — пишет А. А. Корчагин (1929, с. 308). Это лишало основы «конфликт», часто возникавший между таксаторами и лесотипологами.

Следующая значительная работа А. А. Корчагина по классификации лесной растительности выполнена в 1933 г. в ботаническом отряде Волжско-Камской экспедиции АН СССР, в задачу которого входили изучение природных условий Молого-Шекснинского междуречья и выяснение тех изменений, которые произойдут в прилегающих районах в результате постройки гидроэлектростанции на р. Волге близ г. Щербакова (Рыбинск). Работа по результатам этих экспедиций вышла в свет лишь в 1957 г. (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957), когда бóльшая часть изученного района была уже под водой и сохранились только некоторые участки еловых лесов и сосновые леса, расположенные вне зоны затопления, но оказавшиеся, разумеется, в совершенно новых гидрологических условиях.

В этой работе авторы не развивают новых идей классификации и не выдвигают новых методических положений, а дают подробное описание ассоциаций. Ассоциации характеризуются в пределах формаций Querceta (11 ассоциаций), Tremuleta и Betuleta (на месте дубовых лесов, общее описание формаций), Glutinosae Alneta, Alneto-Querceta, Piceeto-Alneta (9 ассоциаций), временников на месте черноольховых и елово-черноольховых лесов, Piceeta (19 ассоциаций), смешанных еловых, березовых и осиновых лесов на месте ельников.

Краткие разделы «Рельеф и почвы», «Общая характеристика растительности» со схемой распределения коренной растительности на Молого-Шекснинском водоразделе дают представление об общей структуре ландшафтов. Так что, кроме возможности сравнений (до и после затопления), читатель получает законченное ботанико-географическое представление о малоизученной в этом плане (и ныне утраченной) территории, типичной для озерно-ледниковых, пересеченных поймами равнин центральной части европейской России.

Другая ценность работы — подробное описание растительности (списки видов и описания местообитаний для каждой из выделенных ассоциаций). Дано также гипотетическое обобщение, сделанное авторами в виде схем эколого-фитоценотических рядов ассоциаций (по формациям) и топографических профилей с распределением ассоциаций по рельефу.

Самой крупной работой А. А. Корчагина, связанной с вопросами классификации растительности (включая лесорастительное районирование), является его докторская диссертация (Корчагин, 1940а, 1940б).

По предложению Комитета по заповедникам Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР организовал работу отрядов Северной геоботанической экспедиции, руководимой А. П. Шенниковым. В 1934 г. под руководством А. А. Корчагина, а в 1935 г. — А. М. Леонтьева эти отряды провели геоботанические обследования территории Печорско-Ылычского заповедника. А. А. Корчагин обобщил описания 475 отдельных растительных группировок (около 400 описаний было сделано им самим) в солидной монографической сводке (1940а), содержащей ботанико-географический и геоботанический очерки. В этой работе, охватывающей большой, очень разнообразный по природным условиям и почти не исследованный регион, А. А. использует подзональное деление территории, по Ю. Д. Цинзерлингу и А. П. Шенникову, а выделение высотных поясов в основном — по образцам, предложенным германскими и скандинавскими авторами (Wahlenberg, Andersson, Fries, Du-Rietz): 1) предгорный пояс, или пояс хвойных лесов; 2) горный, или субальпийский; 3) высокогорный, или альпийский пояс.

Классификация растительных группировок разрабатывается им непосредственно по «эколого-физиономическо-фитоценологическим» признакам («ранний» В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, В. В. Алехин).

А. А. Корчагин выделяет шесть типов растительности: травянистую (Herbosa), лесную (Silvae), кустарниковую (Fruticeta), кустарничковую и мелкокустарничковую (Fruticuleta), моховую (Musceta), лишайниковую (Licheneta). В необходимых случаях даются подтипы растительности:

например, среди травянистой — водяная (Aquatico-herbosa), луговая (Prata), сорная и полевая (Arvensi-herbosa). Ниже следуют классы формаций: например среди лесной растительности — хвойные леса (Aciculari-silvae).

Дальнейшее подразделение идет также дедуктивно на группы формаций, классы и группы ассоциаций и отдельные ассоциации. При выделении всех этих более мелких единиц, как пишет А. А., необходимо принимать во внимание «как флористический состав, так и фитоценологические признаки ценозов» (с. 27). Чтобы был понятен объем выделяемых классификационных единиц, приводим пример расчленения некоторых типов растительности по А. А. Корчагину:

Класс формаций — хвойные леса (Aciculari-silvae),
Группа формаций — светлохвойные леса (Lucidiaciculari-silvae),
Формация — сосновые леса (Pineta),
Класс ассоциаций — сосновые леса (Silvestri-Pineta),
Группа ассоциаций — сосняк-зеленомошник (Pinetum hylocomiosum),
Ассоциация — сосняк черничный (Pinetum myrtillosum).

Конечно, с позиций сегодняшнего дня почти неалгоритмизированная процедура классификации представляется искусством. Но на примере данной работы А. А. Корчагина можно убедиться, что искусство и интуиция опытного геоботаника приводят к достижению научной цели: для огромного района создана всеобъемлющая, насыщенная фактическим материалом (достаточным как для диагностики, так и для характеристики единиц) классификация растительности.

Такая классификация понятна равным образом и современному сигматисту, и ботанику-экологу, стороннику более формализованных методов классификации или ординации.

По всем типам растительности представленный в работе 1940 г. материал характеризует видовой состав (списки видов с указанием обилия и константности), местообитания, конкретные местонахождения, структуру ярусов (особенно древесного). Обсуждаются пути возобновительной динамики и сукцессий, обусловившие распространение каждой формации и ее современное состояние. Для лесной растительности специально анализируются послепожарные смены. Приводятся статистические сведения о годах максимального развития пожаров Печорско-Ылычского заповедника, обсуждаются сукцессии, связанные с заболачиванием. Во всех случаях, когда позволяет объем собранного материала, А. А. Корчагин создает схемы гипотетических сукцессионных рядов и эколого-фитоценотических рядов ассоциаций в форме ординационного «креста» В. Н. Сукачева.

Систематическое изложение материала в плане разработанной классификации дополняется разделом «Характеристика растительности геоботанических районов». Здесь растительный покров рассматривается как отражение структуры ландшафтов разных геоботанических районов. Познакомившись ранее с классификацией, читатель уже свободно следует за автором при сравнении районов, оперируя названиями классификационных единиц. Такой способ изложения — сначала преимущественно таксономия, затем — топология (или: первый план — геоботанический, второй — ландшафтоведческий) — характеризовал А. А. Корчагина и как ботаника, и как географа. Не случайно за эту работу ему в 1940 г. была присуждена ученая степень доктора географических, а несколько позже — доктора биологических наук.

С неменьшим успехом такой прием применил при описании обширного лесного региона северной тайги (бассейн р. Пинеги) один из учеников А. А. Корчагина — Д. Н. Сабуров (Сабуров, 1972). Можно утверждать, что эти две монографические сводки (о лесах Печорско-Ылычского заповедника и о лесах Пинеги) остаются пока лучшими, наиболее содержательными и вместе с тем легкими для восприятия в нашей геоботанической литературе о Русском Севере.

Работа о растительности Печорско-Ылычского заповедника в теоретическом плане была примечательна тем, что впервые для обширного региона нашей страны осуществлены до конца разработанная классификация растительности и районирование.

Практике стали доступны для решения многие хозяйственные задачи: способы таксации лесов, борьба с лесными пожарами и заболачиванием, выявление кормовых ресурсов и условий жизни ценных охотопромысловых зверей и птиц.

Кроме того, исследования А. А. Корчагина, как совершенно правильно подчеркнул В. Говорухин в предисловии к рассмотренной работе (Корчагин, 1940а, с. 4), «. . .с разительной ясностью свидетельствуют о той громадной роли, которая принадлежит сети заповедников — этих замечательных музеев природы — в целях выяснения законов развития растительного и животного мира и его взаимоотношений с физико-географическими условиями нашей страны. Несомненно, только знание девственной природы дает нам оружие, необходимое для перестройки дикой стихии на пользу народному хозяйству великого Советского Союза».

Крупное теоретическое обобщение в области классификации растительности А. А. Корчагин сделал в 1945 г. в работе «К вопросу о классификации лесных группировок» (Корчагин, 1946). А. А. возвращает нас к вопросам, волновавшим его уже в студенческие годы, но решает он их на ином уровне. В основу рассуждений А. А. кладет представления о трех основных типах классификации в науке о природе: искусственных, естественных и генетических. Эти рассуждения А. А., к сожалению, менее известны, чем, например, более поздние, принадлежащие Б. П. Колесникову (1956, 1958 и др.), разработавшему несколько иные представления о «генетической классификации» (в отношении типов леса). Поэтому решимся на длинную цитату: «Искусственная классификация строится по какому-либо одному или немногим признакам и имеет преимущественно одну задачу — простоту и удобство обозрения классифицируемых объектов. В зависимости от признака, положенного в основу классификации, для одной и той же группы объектов можно построить не одну, а несколько равноценных классификаций.

Естественная классификация строится по совокупности целого ряда признаков, являющихся важнейшими и основными для классификации объектов и имеющих естественно-систематическое значение. Задача этой классификации — показать внутренние связи между классифицируемыми объектами.

Генетической классификацией обычно называют такую естественную классификацию, в которой отражается также и история развития и генетические соотношения классифицируемых объектов» (1946, с. 121).

Безусловно с позиции сегодняшнего состояния проблемы классификации (Александрова, 1969; Дыренков, Чертов, 1975, и др.) можно найти погрешности в терминологии и четкости приведенных определений. Но остается важным все то, что А. А. Корчагин говорит о необходимости построения генетической классификации лесной растительности, «систематизации природных естественных группировок лесной растительности фитоценозов» (с. 122). Он задает вопрос: какие же признаки должны быть положены в основу построения генетической классификации лесных ассоциаций и что понимается под их генезисом? И далее: ограничиться ли использованием признаков только самой растительности (позиция В. В. Алехина, Ю. Д. Цинзерлинга, А. П. Шенникова, «раннего»[4]

---

[4] В период, к которому относится рассматриваемая работа А. А. Корчагина, В. Н. Сукачев уже твердо пришел к заключению о необходимости различать по объему понятия «тип леса» и «лесная ассоциация». Уже в 1942 г. «тип леса» понимался Сукачевым как тип лесного «геоценоза» (это неудачное название вскоре заменится словом «биогеоценоз»), а «лесная ассоциация» остается как чисто фитоценологическая классификационная единица.

В. Н. Сукачева) или включать факторы местообитания (Г. Ф. Морозов, «поздний» В. Н. Сукачев, Е. В. Алексеев, Д. В. Воробьев, П. С. Погребняк, П. Кожевников и др.)?

Подчеркивая, как и в первой своей публикации, существенное различие фитоценологического и биогеоценологического (экосистемного) уровней исследования лесов, А. А. Корчагин (с. 123) пишет:

«Несомненно, прав А. П. Шенников, считая, что естественной классификацией растительности может быть только классификация, построенная на основании признаков, присущих самим растительным группировкам.

К числу таких основных и важнейших признаков ассоциации следует отнести: 1) видовой состав, 2) экологические и фитоценологические свойства растений, входящих в ассоциацию, 3) степень развития и роль растений в ассоциации, 4) взаимоотношения между растениями в ассоциации и 5) строение ассоциаций (ярусы, синузии)».

Для того чтобы научно обосновать принципы генетической классификации, А. А. рассматривает основные причины, обусловливающие эволюцию растительных группировок:

1) изменение самих растений (эволюция видов), теснейшим образом увязанное с изменением фитоценозов, — филоценогенез;

2) проникновение в фитоценозы новых, фитоценотически более сильных видов в связи с их расселением — сингенез;

3) изменение внешних условий существования как под влиянием взаимодействия составляющих самой растительности (эндоэкогенез), так и влиянием сил, внешних для растительности (экзогенез).

По мнению А. А. Корчагина, при генетической классификации коренных растительных ассоциаций необходимо учитывать как филоценогенез, так и сингенез и эндоэкогенез, а «из экзогенеза, в первую очередь, климатогенные и отчасти эдафические смены, протекающие на обширных территориях земной поверхности. Другие же типы смен (антропогенные, зоогенные, а частично и эдафогенные) не имеют такого общего значения» (с. 125; ср. с цитатой из работы В. Н. Сукачева, 1915, с. 115—116).

Вместе с работами А. И. Лескова (1943) и В. Б. Сочавы (1944) данная публикация завершила создание новых представлений о классификации растительности. Отдавая себе отчет в том, что в настоящее время построить генетическую классификацию нельзя («мы еще ничего не знаем о филогении наших ассоциаций», — В. Н. Сукачев), А. А. попытался наметить лишь основные ее контуры.

А. А. Корчагин обобщил представления о центрах возникновения и путях развития и формирования в предыдущие геологические периоды целого ряда «генетически разнородных групп», составляющих современный лесной тип растительности. При этом сам **«тип растительности»** выделялся по жизненной форме эдификаторов растительных группировок, т. е. вполне в традициях ведущих русских фитоценологов.

Учитывая историю растительности северного полушария с мелового периода, лесной тип растительности на территории СССР оказалось возможным подразделить на 6 генетически различных **подтипов**:

1. Уссурийские реликтовые леса — Silvae ussuriensis; реликтовый остров тургайской растительности, сохранившийся в бассейне р. Уссури.

2. Закавказские (колхидские и талышские) реликтовые леса — Silvae colchicae, Silvae talyschenses; реликтовый остров тургайской растительности, сохранившийся в Талыше и в Колхиде.

3. Европейские широколиственные леса — Silvae europaeae; дериваты лесов, возникших от смешения тургайской и средиземноморской флор. Сюда относятся дубовые, буковые, грабовые леса и др.

4. Бореальные мелколиственные леса — Aestivali-Silvae borealis; составленные из тургайских арктотретичных элементов, не отступивших к югу, а смешавшихся с хвойной тайгой при ее наступлении на тургайскую флору. Сюда относятся березовые, осиновые, ольховые леса и др.

5. Бореальные хвойные леса — Aciculari-Silvae borealis; это наши хвойные леса, корни которых уходят в далекую геологическую эпоху (юра). Они распространились на обширных равнинных пространствах Евразии в течение третичного периода из различных изолированных, по всей вероятности, горных участков. Сюда относятся еловые, пихтовые, сосновые, кедровые (кедровая сосна), лиственничные и другие леса.

6. Туранская лесная растительность — Silvae turanenses; к ним относится пустынная лесная растительность Средней Азии (Туранской низменности), имеющая свои особые центры возникновения, свои особые пути развития и генетически связанная с растительностью более южных и юго-восточных стран. К этой группе можно отнести саксауловые леса.

Каждый подтип растительности предлагалось в свою очередь подразделить на **классы формаций, группы формаций** и т. д. Например, для подтипа бореальных лесов по эдификаторам ценозов (на уровне родов) выделены группы формаций: Piceeta, Abieteta, Pineta и т. д.; по видовому составу эдификаторов — **формации**: Excelsi-Piceeta, Schrenkiani-Piceeta. . . Конечно, эти подразделения имеют не только флористическую, но также генетическую, фитоценологическую и историческую основы, связанные с возникновением в третичный и четвертичный периоды ряда новых видов.

Выделение таксономических единиц в пределах формации, по мнению А. А. Корчагина, «должно основываться на доминантах и эдификаторах нижних ярусов леса», согласно их фитоценотическому значению. В формировании этих низших единиц определяющими были условия четвертичного периода. А. А. предлагает в видовом составе нижних ярусов хвойных лесов Севера европейской части СССР выделять пять генетически различных групп растений: бореальные, неморальные, субполярные (субарктические), тропобореальные и тропоарктические. В этом случае в формации Excelsi-Piceeta выделяются пять **субформаций**: E.-P. borealia, E.-P. nemoralia, E.-P. subpolaria, E.-P. troposorealia, E.-P. tropoarctica.

Каждая субформация подразделяется в зависимости от сложности строения ассоциаций и эдификаторного значения каждого яруса под пологом леса на **классы ассоциаций**, например: Piceeta fruticosa (borealis), P. herbosa, P. semifruticosa.

В классах ассоциаций по доминантам и эдификаторным видам названы **группы ассоциаций**, например в классе E.-P. semifruticosa troposorealis — E.-P. myrtillosa и E.-P. vacciniosa. И, наконец, каждая группа ассоциаций делится на отдельные **ассоциации** «по флористическому составу (наличию содоминантов) и по экологическим и фитоценотическим их особенностям» (с. 137). Так, E.-P. myrtillosa в зависимости от влажности почв дает ассоциации E.-P. myrtilloso-cladinosum, E.-P. myrtilloso-polytrichosum и др.

При необходимости можно выделить более дробно **варианты ассоциаций.**

Изложенная система классификации была лишь отчасти реализована А. А. Корчагиным в работе о растительности Печорско-Ылычского заповедника. И остается только пожалеть, что в дальнейшем, увлекшись другими теоретическими проблемами, сам он отошел от разработки классификации растительности, хотя активно участвовал в обсуждениях этого вопроса (Корчагин, 1951; Норин, 1968, и др.). Например, на Совещании по методам выделения растительных ассоциаций (15—17 V 1967, Ленинград) при обсуждении роли и значения признаков местообитания для классификации растительности А. А. Корчагин и А. А. Ниценко внесли наибольшую ясность в этот вопрос. Как и в прежних своих работах, А. А. здесь подчеркивал, что признаки среды не должны отождествляться с признаками растительности, но их следует использовать как вспомогательный критерий при выделении ассоциаций (Норин, 1968).

Многие совершенно напрасно причисляют А. А. Корчагина к «лесным типологам», понимая это так, как если бы А. А. сам занимался классификацией типов леса. А. А. Корчагин занимался классификацией лесной растительности (не лесных биогеоценозов), хотя, конечно, прекрасно разбирался и в классификации типов леса (как типов лесных биогеоценозов). А. А. хорошо понимал, кроме того, прикладной характер лесной типологии, ее действительные истоки и направления. Лучшее свидетельство тому — блестящий диалектический анализ А. А. Корчагиным творчества Г. Ф. Морозова (Корчагин, 1967).

В статье, написанной к 100-летию со дня рождения Г. Ф. Морозова, А. А. изложил историю развития лесной типологии в «доморозовский» период (работы Д. М. Кравчинского, В. Я. Добровлянского, А. Ф. Рудского, И. И. Гуторовича, Н. К. Генко) и подчеркнул заслуги русских лесоустроителей, работающих с северными лесами, в обобщении народного опыта типизации лесов. Он показал, что учение Г. Ф. Морозова «выросло не только из жизни, но притом из русской действительности, например из потребности ориентироваться среди больших пространств Севера» (1967, с. 1670).

А. А. советовал каждому, кто стремится вникнуть в суть оригинальных концепций классиков, прослеживать эволюцию их взглядов по первоисточникам, располагая их в хронологическом порядке. Считая 1903 г. годом рождения учения Г. Ф. Морозова о типах насаждений, когда впервые была подведена теоретическая база под интуитивные поиски практиков, А. А. Корчагин справедливо отмечает, что взгляды Морозова за 17 лет, в течение которых он разрабатывал теоретические основы лесной типологии, непрерывно эволюционировали.

Он сравнивает труды «раннего» и «позднего» Морозова и прослеживает, как исходные идеи В. В. Докучаева, Г. И. Танфильева, С. И. Коржинского превратились в новую цельную концепцию. С самого начала Г. Ф. Морозов считал, что учение о типах лесных насаждений — это «часть общей экологии, прикладная ее отрасль» (Морозов, 1904а, с. 3). Но если вначале решающее значение для выделения типов насаждений он придавал все же почвенно-грунтовым условиям, то в дальнейшем стал более решительно подчеркивать роль экологических свойств древесных пород и состава насаждений. Исключив хозяйственные критерии из числа признаков, по которым выделяются типы насаждений, Г. Ф. Морозов стал рассматривать их как естественноисторическое явление. А. А. Корчагин отмечает, что, понимая лес как очень широкое явление биогеографического порядка (Морозов, 1914а, 1914б) и как растительное сообщество (Морозов, 1913), Морозов практически выступил как биогеоценолог.

А. А. очень тонко и объективно подводит современного читателя к пониманию единства взглядов Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачева; последний в полной мере развил концепцию о типе леса как типе лесного биогеоценоза: «Развивая представления Морозова о типе леса как однородном участке леса, в пределах которого весь растительный и животный мир, а также климатические и почвенно-грунтовые условия находятся во взаимозависимости и образуют своеобразную систему (sic!!), которую Г. Ф. Морозов назвал „биоценозом", Сукачев (1940, 1947, 1964) построил стройное, широкое и глубокое учение о биогеоценозах. Одним из разделов последнего является учение о лесных биогеоценозах, которое соответствует учению о типах насаждений Морозова (а тип лесного биогеоценоза соответствует типу насаждений Морозова). Учение о биогеоценозах в последние годы получило мировое признание, особенно среди работников лесной науки» (1967, с. 1677).

В области биогеоценологии (и классификации «типов леса») А. А. Корчагин не сделал набросков, подобных своей «Генетической классификации лесной растительности», но и здесь он, так же как и другие лучшие ученики и последователи Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачева (например, Б. П. Колесников, И. С. Мелехов), обращает внимание на идеи

«динамической», «генетической» (в широком смысле — учитывающей изменения во времени) типологии. Подчеркивая это, он цитирует Г. Ф. Морозова: «Единственная надежда стать для нас когда-либо грамотными может осуществиться, если мы будем изучать лес в связи с условиями его возникновения. В типологическом изучении леса на его генетической основе я вижу залог успеха и лесоводственного прогресса вообще» (Морозов, 1909а, с. 76). А. А. Корчагин обращает внимание на то, что исторический подход Г. Ф. Морозова не только ретроспективен, но и перспективен, т. е. направлен на прогноз изменений леса под влиянием определенной формы хозяйства: «Типы насаждений это основные выделы, важные не только для современности, но и для отдаленного будущего; выделы по второстепенным признакам . . ., характерные для насаждения в пределах типа, — суть выделы для ближайшего оборота рубки» (Морозов, 1930, с. 58).

А. А. Корчагин прекрасно знал состояние лесной типологии в СССР и за рубежом. Он участвовал в I Всесоюзном лесотипологическом совещании (Москва, 1951) и в дискуссии по этой проблеме в Венгрии (1968), содействовал обсуждению этих вопросов на заседаниях секции лесоведения и дендрологии ВБО и подготовке II Всесоюзного лесотипологического совещания (Красноярск, 1973).

Для автора этих строк, как и для многих специалистов, занятых лесной типологией, основой программы работ 60—70-х годов явилось следующее высказывание А. А. Корчагина (1967, с. 1667): «Первый завет Г. Ф. Морозова — дальше развивать и совершенствовать его учение о типах насаждений — успешно выполнялся. Но второй его завет — создать естественную классификацию типов насаждений, построенную на основе единых принципов, и не одну для всей страны, а применительно к каждому природному географическому (вернее, лесорастительному) району — до сих пор не выполнен.

Еще нет общепринятой единой схемы лесорастительного районирования Советского Союза, что тормозит создание порайонных лесотипологических классификаций. Кроме того, еще до сих пор существует разнобой в понимании объема типа леса.

Долг советских типологов — единым фронтом и по единым Морозовским принципам возможно быстрее выполнить и этот второй завет Г. Ф. Морозова, помня его слова: «Учение о типах — наше национальное дело — дело русских лесоводов, каковое они вносят в мировую сокровищницу знаний».

К публикациям А. А. Корчагина, посвященным проблемам классификации, тесно примыкает ряд его работ о структуре и динамике лесной растительности, главным образом — растительности европейского Севера. Нельзя не назвать лучшие в отечественной литературе для своего времени конкретные анализы возрастных смен поколений вида-эдификатора в коренных лесных сообществах («Еловые леса западного Притиманья в бассейне реки Мезенской Пижмы (их строение и возобновление)», 1956), восстановительных экзоэндодинамических смен растительности после пожаров (кроме ранее упомянутых работ, см. «Влияние пожаров на лесную растительность. . .», 1954а; «Условия возникновения пожаров и горимость лесов европейского Севера. . .», 1956). Опираясь одновременно на традиции лесоводственных исследований и теоретические достижения геоботаники, А. А. Корчагин первым преодолел односторонний подход к изучению древесного яруса сообществ с раздельным анализом возобновления, роста и отпада, с противопоставлением «подроста» и «древостоя». В названной выше работе о ельниках Притиманья (1956), которая цитируется постоянно всеми, изучающими динамику таежной растительности, он показал в качестве основной структурной единицы растительного сообщества ценопопуляцию вида-эдификатора (ели), рассмотрел структуру ценопопуляции как отражение особенностей естественного хода лесообразовательного процесса, контролируемого свойствами экотопа.

Следуя за Е. Н. Синской (1948) и Т. А. Работновым (1950), А. А. Корчагин сумел внести необходимую четкость в понятие «ценопопуляция», так как располагал многочисленными, лично ему известными примерами и неотступно разрабатывал соответствующий раздел фитоценологии теоретически (1964а, б, 1966, 1976). А. А. Корчагин пишет: «Сообщество направляет изменение признаков и свойств особей ценопопуляции по определенному, специфичному для данного сообщества руслу, контролируемому средой сообщества. При этом фитосреда, выявляя одни признаки и свойства и оставляя другие в скрытом состоянии, ограничивает предел варьирования признаков особей ценопопуляции и этим влияет на конкуренцию между особями как данной популяции, так и с особями популяции других видов этого же сообщества» (1964а, с. 73). Такое развитие представлений о ценопопуляции вида *является важным вкладом геоботаники в общую биологию, в теорию эволюции, ибо устанавливает связь между генетикой популяций и разделами биогеоценологии, посвященными контрольным функциям в процессе естественного отбора*. Здесь имя А. А. Корчагина можно вполне поставить рядом с именами И. И. Шмальгаузена и В. Н. Сукачева.

Свои исследования на популяционном уровне А. А. Корчагин считал анализом «состава» растительных сообществ, в то время как разработку вопросов «строения» относил к фитоценотическому уровню исследований. Его концепция об «экологическом строении» (ядро которой составляет учение о синузиях) является наиболее основательной в современной геоботанической литературе. Развивая взгляды В. Н. Сукачева, А. А. Корчагин (1964б) сформулировал позицию его школы в докладе X Международному ботаническому конгрессу в Эдинбурге. В дальнейшем он четко установил самое главное для теории геоботаники в этом вопросе: соотношение синузии и ценопопуляции, являющихся низшими единицами строения биологических систем разного уровня организации, показал, что «в процессе онтогенеза особи популяции могут переходить из одной синузии в другую» (1976, с. 166). И в этом ему также постоянно помогал опыт предметного анализа таежной лесной растительности.

В Советском Союзе осуществлено одно из крупнейших в истории мировой геоботаники издание, отражающее современные принципы и методы этой науки — пятитомная «Полевая геоботаника» (1959—1976). А. А. Корчагин был соредактором этого издания и написал не менее 25% текста.

А. А. Корчагин в своих трудах выступает как ученый теоретического типа мышления. Но использование его работ еще раз убеждает в правильности афоризма: нет ничего практичнее хорошей теории. Геоботаника и ботанико-географа А. А. Корчагина работники лесного хозяйства считают лесоводом: из его работ прямо следуют выводы относительно способов рубок и лесовосстановления в тайге, о необходимости предотвращения послепожарной деградации ландшафтов, о необходимости более широкого применения лесотипологических основ при организации хозяйства и т. д.

Лесоустроители с охотой используют лаконичные и выразительные обобщения географического и исторического плана (например, «Растительность» в книге «Север европейской части СССР», 1966; «Современная динамика лесной растительности на европейском Севере СССР», 1968).

А. А. Корчагин был организатором и неизменным руководителем секции лесоведения и дендрологии Всесоюзного ботанического общества СССР. Вместе с другими энтузиастами лесного дела (С. Я. Соколов, Н. Е. Декатов, П. В. Горский) он стоял во главе самых трудных начинаний, был активным участником острейших дискуссий: о катастрофических последствиях концентрированных рубок в таежных лесах, о формах хозяйства в защитных и водоохранных лесах I группы, о выделении лес-

ного хозяйства в самостоятельную отрасль, об основах лесного законодательства.

Как член редколлегии организованного В. Н. Сукачевым журнала «Лесоведение» А. А. Корчагин способствовал формированию авторского актива и публикации оригинальных, содержательных материалов.

Заканчивая эту статью о научном наследии выдающегося геоботаника А. А. Корчагина, можно утверждать, что все сделанное им в области лесоведения имеет непреходящую ценность, а работы в области классификации лесной растительности, структуры и динамики лесных растительных сообществ еще долгое время будут определять направление мыслей его учеников, являться источниками новых оригинальных теоретических концепций и методических подходов.

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. А. КОРЧАГИНА[5]

1971. «Введение». В кн.: Кедр сибирский в европейской части СССР. «Наука», Л., с. 3—6. (Совместно с Л. И. Крестьяшиным).

Вертикальное строение (ярусность) лесных растительных сообществ. — Теоретические вопросы биогеографии. Учен. зап. ЛГУ, № 360, сер. географ. наук, вып. 22, с. 29—61.

Вместо предисловия. В кн.: Теоретические вопросы фитоиндикации. «Наука», Л., с. 3—6.

Использование растительных сообществ как индикаторов среды. В кн.: Теоретические вопросы фитоиндикации. «Наука», Л., с. 7—15.

Профессор доктор биологических наук Мария Васильевна Сенянинова-Корчагина (4 II 1900—26 III 1966). — Теоретические вопросы биогеографии. Учен зап. ЛГУ, № 360, сер. географ. наук, вып. 22, с. 5—29.

1974. Развитие ботанической географии на географическом факультете ЛГУ. Вестн. ЛГУ, вып. 24.

Fluctuations in coniferous taiga communities. Handbook of vegetation science. Vegetation Dynamics, 8, p. 225—233. (Совместно с В. Г. Карповым).

1975. Роль В. Н. Сукачева в развитии русской, советской фитоценологии. В кн.: Сукачев В. Н. Избр. труды в 3-х томах. Т. III. Проблемы фитоценологии. «Наука», Л., с. 5—39.

1976. Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника. Т. V. «Наука», Л., 316 с.

1977. Понятие о консорции. В сб.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. «Наука», Л., с. 15—25.

1978. В. Н. Сукачев как педагог и организатор научной школы. Природа, № 7, с. 82—87.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ А. А. КОРЧАГИНА

1972. Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. «Наука», Л., с. 1—173.

Полевая геоботаника. Т. IV. «Наука», Л., с. 1—335.

1974. Непомилуева Н. И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour.) на Северо-Востоке европейской части СССР. «Наука», Л., с. 1—184.

1975. Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. «Наука», Л., с. 1—117.

Сукачев В. Н. Избранные труды в трех томах. Т. III. «Наука», Л., с. 1—542.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. **1969.** Классификация растительности.

Алехин В. В. **1925.** Фитосоциология и ее последние успехи у нас и на западе. В кн.: Методика геоботанических исследований. Л.

Богушевский В. **1912.** По поводу статьи Рожкова «К устройству северных лесов». Лесной ж., 2—3.

Дыренков С. А., О. Г. Чертов. **1975.** Лесная типология в СССР и за рубежом. В кн.: Лесоведение и лесоводство, I (Итоги науки и техники ВИНИТИ АН СССР).

Колесников Б. П. **1956.** Кедровые леса Дальнего Востока. 2. Тр. Дальневосточного филиала АН СССР, 14. — **1958.** О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР. Изв. СО АН СССР, 4.

[5] Список работ А. А. Корчагина до 1970 г. опубликован в «Ботаническом журнале» (т. 55, 10, 1970). Настоящее «Дополнение. . .» написано Т. К. Гордеевой.

Корчагин А. А. 1926. Взаимоотношения травянистых и лесных ассоциаций в районе Парголовского лесничества. Журн. Русск. бот. общ., 11, 1—2. — 1929. К вопросу о типах леса по исследованиям в Тотемском уезде Вологодской губернии. В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М. — 1940а. Ботанико-географический и геоботанический очерк Печорского заповедника. Тезисы дис. на соиск. ученой степени докт. географ. наук Л. — 1940б. Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника. Тр. Печорско-Ылычского заповедн., 2. — 1946. К вопросу о классификации лесных группировок. В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны (1941—43). БИН АН СССР, Л. — 1951. Выступление по докладам по лесной типологии. В кн.: Труды совещания по лесн. типологии (3—5 февраля 1950 г.). М.—Л. — 1954а. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 9. — 1954б. Условия возникновения пожаров и горимость лесов европейского Севера. Уч. зап. ЛГУ, 166, сер. географ. наук, 9. — 1956. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне реки Мезенской Пижмы (их строение и возобновление). Уч. зап. ЛГУ, 213, сер. географ. наук, 11. — 1964а. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 3. (Korchagin A. A.). 1964б. Synusial structure of forest communities. In: Tenth Intern. Botanical Congress. Abstracts of Papers. Edinburgh. — 1966. Значение выявления внутривидового (популяционного) состава растительных сообществ при стационарных геоботанических исследованиях. Бот. ж., 51.6. — 1967. Г. Ф. Морозов — создатель учения о типах насаждений (к 100-летию со дня рождения Г. Ф. Морозова). Бот. ж., 52, 11. — 1968. Современная динамика лесной растительности на европейском Севере СССР. Лесоведение, 3. — 1976. Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, V.

Корчагин А. А., М. И. Нейштадт. 1966. Растительность. В кн.: Север европейской части СССР. Сер. Природные условия и естественные ресурсы СССР.

Корчагин А. А., М. В. Сенянинова-Корчагина. 1957. Леса Молого-Шекснинского междуречья (дубняки, черноольшатники и ельники). Тр. Дарвинского гос. заповедника, 4.

Лесков А. И. 1943. Принципы естественной системы растительных ассоциаций.

Матвеева Е. П., И. В. Сырокомская. 1970. Александр Александрович Корчагин (К 70-летию со дня рождения). Бот. ж., 55, 10.

Морозов Г. Ф. 1903, 1904а. К вопросу о типах насаждений. Лесопромышл. вестник, 21, 22 (1903); 3, 5 (1904). — 1904б. О типах насаждений и их значении в лесоводстве. Лесн. ж., 1. — 1907. К вопросу о типах насаждений. Лесн. ж., 2. — 1909а. Учение о типах насаждений в связи со значением его для лесоводства. Вводн. докл. XI Всеросс. съезда в г. Туле. — 1909б. Будущность наших сосняков в связи с типами насаждений в зависимости от хозяйства в них. Вводн. докл. XI Всеросс. съезда в г. Туле. — 1912. Типы и бонитеты. Докл. XII Всеросс. съезда лесовладельцев и лесохозяев в г. Архангельске в 1912 г. Лесн. ж., 6—7. — 1913. Лес как растительное сообщество. — 1914а. Лес как явление географическое. Мат. по изуч. русского леса, 1. (Введение). Прилож. к Лесн. ж. за 1914 г. — 1914б. О биогеографических основаниях лесоводства. К вопросу о типах насаждений. Лесн. ж., 1. — 1920. Основания учения о лесе (лекции, читанные в Таврическом университете). — 1924. Учение о лесе. — 1930. Учение о типах насаждений.

Норин Б. Н. 1968. Совещание по методам выделения растительных ассоциаций. 15—17 мая 1967 г. в Ленинграде. Бот. ж., 53, 6.

Полевая геоботаника. 1959—1976. I—V. Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина.

Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В кн.: Проблемы ботаники, 1.

Сабуров Д. Н. 1972. Леса Пинеги.

Синская Е. Н. 1948. Динамика вида.

Сочава В. Б. 1944. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1.

Сукачев В. Н. 1915. Введение в учение о растительных сообществах. — 1922. О растительных сообществах (введение в фитосоциологию). — 1927. Краткое руководство к исследованию типов лесов. — 1940. Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием общества. В кн.: О географической среде, о лесном производстве. Л. — 1947. Основы лесной биогеоценологии. В кн.: Юбил. сб. АН СССР, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. 1. М.—Л. — 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.

Шенников А. П. 1917. К методике описания растительности при маршрутном ботанико-географическом обследовании. Ж. Русск. бот. общ., 3—4. — 1919. Луга Симбирской губернии. Изд. Симбирск. губземотдела.

Braun-Blanquet I. (1964). Pflanzensoziologie. 3-te Aufl.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 30 VI 1978.

УДК 581.3 : 665.347.4

А. К. Дзевалтовский

ЭМБРИОЛОГИЯ ГУБОЦВЕТНЫХ (*LABIATAE* JUSS.)

A. K. DZEVALTOVSKY. EMBRYOLOGY OF THE MINT FAMILY (*LABIATAE* JUSS.)

Губоцветные *Labiatae* представляют собою весьма обширную естественную группу цветковых растений, включающую около 200 родов и 3200—3500 видов (Тахтаджян, 1966), многие из которых являются хозяйственно ценными растениями — лекарственными, эфиромасличными, техническими, медоносными, декоративными, почвозащитными. Представители этого семейства распространены в различных климатических зонах и занимают заметное место в растительном покрове нашей страны. Губоцветные уже издавна привлекали к себе внимание многих исследователей, в том числе и эмбриологов, посвятивших этому семейству значительное число работ. Отдельные сведения по эмбриологии губоцветных постепенно накапливались и в настоящее время нуждаются в обобщении и критическом рассмотрении.

Семяпочка, макроспорогенез и развитие зародышевого мешка

Первой из известных нам работ, в которой рассмотрено развитие семяпочки, а также семени и зародыша у одного из видов рода *Galeopsis* L., была публикация Шахта (Schacht, 1850).

Более подробное описание развития семяпочки и семени у отдельных губоцветных находим у Тьюласне (Tulasne, 1855). В работе Варминга (Warming, 1878) уделено внимание строению семяпочки и семени у некоторых представителей *Labiatae*. Гиньяр (Guignard, 1893) описывает развитие семяпочки, зародышевого мешка до и после его оплодотворения, а кроме того, рассматривает формирование семени у *Lamium purpureum* L., *Leonurus cardiaca* L., *Hyssopus officinalis* L. В этой работе Гиньяр приводит список видов губоцветных, у которых: а) в созревших семенах имеются остатки эндоспермальной ткани в виде большего или меньшего количества клеточных слоев, сохраняющихся вплоть до полного созревания зародыша, и б) полностью лишенных остатков эндосперма.

Строение пестика, включая семяпочки, а также плодиков у представителей родов *Teucrium* L., *Ajuga* L., *Lamium* L. и некоторых других *Labiatae* было сравнительно подробно изучено Ван Тигемом (Tieghem, 1907). Вскоре после этого Биллингс (Billings, 1909) публикует данные об особенностях формирования элементов семени в процессе его развития у отдельных представителей родов *Lamium* L., *Stachys* L., *Physostegia* Benth., *Leonurus* L., *Prunella* L. (syn. *Brunella* Tourn. ex. L.), *Teucrium* L., *Pycnanthemum* Michx., *Lycopus* L., *Mentha* L., *Salvia* L., *Monarda* L., *Nepeta* L., *Dracocephalum* L., *Scutellaria* L.

Более детальное описание этих же процессов находим у Шнарфа (Schnarf, 1918), исследовавшего формирование семени у тех губоцветных, которые за отдельными исключениями не были изучены Биллингс. Им были исследованы *Scutellaria galericulata* L., *S. altissima* L., *Ajuga reptans* L., *Prunella vulgaris* L., *Satureja vulgaris* (L.) Fritsch., *S. acinos* (L.) Scheele, *Mentha austriaca* Jacq., *Thymus ovatus* Mill., *Salvia pratensis* L., *S. glutinosa* L., *Galeopsis tetrahit* L., *G. pubescens* Bess., *G. speciosa* Mill., *G. bifida* Bönn., *G. ladanum* L., *G. angustifolia* Ehrh., *Lamium luteum* (Huds.) Krock., *L. album* L., *L. maculatum* L., *Ballota nigra* L., *Stachys sylvatica* L., *S. palustris* L.

В отношении типа семяпочки у губоцветных Шнарф (1918), Юнель (Junell, 1934, 1937), а также ряд других цитируемых нами далее авторов отметили, что для подавляющего большинства исследованных видов этого

семейства характерной является типично анатропная однопокровная семяпочка. В ее нуцеллусе наблюдается весьма раннее заложение женского археспория. Тем не менее, согласно данным того же Юнеля (Junell, 1934, 1937), а также сообщениям Генгали (Ganguly, 1948), у отдельных губоцветных семяпочка по своей морфологии может быть классифицирована как полукампилотропная или гемианатропная. Отметим, что Юнель (Junell, 1937) исследовал особенности формирования семян у сравнительно большого числа представителей семейства: *Lavandula abrotanoides* Lam., *L. multifida* L., *L. officinalis* Chaix., *L. stoechas* L., *Marrubium peregrinum* L., *Sideritis hyssopifolia* L., *S. scordiodes* L., *Lallemantia iberica* (Stev.) Fisch. et Mey., *Physostegia virginiana* Benth., *Notochaete hamosa* Benth., *Leonurus cardiaca* L., *Molucella laevis* L., *Salvia horminum* (L.) Batt., *S. tiliifolia* Vahl., *Perowskia atriplicifolia* Benth., *Horminum pyrenaicum* L., *Lepechinia spicata* Willd., *Ziziphora capitata* L., *Elscholtzia cristata* Willd., *Podostemon patchouli* Pell., *Hyptis pectinata* (L.) Poit., *Plectranthus örtendahlii* Th., *Ocimum sellowii* Benth., *Moschosma polystachium* (L.) Benth., и это делает его выводы особенно ценными.

Генгали (Ganguly, 1948) исследовал развитие семяпочки, макроспорогенез и формирование зародышевого мешка у *Anisomeles indica* O. Kze. и *Leonurus sibiricus* L.

Некоторые авторы описывают фуникулярный обтуратор: Ратл (Ruttle, 1931, 1932) — у отдельных представителей родов *Mentha* L. и *Lycopus* L., Бушнель (Bushnell, 1936) — у видов рода *Monarda* L., Мэрти (Murthy, 1940) — у отдельных представителей рода *Ocimum* L., Генгали (Ganguly, 1948) — у *Anisomeles indica* O. Kze. В то же время, согласно данным Бушнеля, фуникулярный обтуратор отсутствует у *Nepeta cataria* L. Рисунки в статье Шарпа (Sharp, 1911), изучавшего эмбриологию представителей рода *Physostegia* Benth., а также данные Юнеля (Junell, 1937) и ряда других авторов, исследовавших развитие семяпочки у *Labiatae*, позволяют сделать вывод, что у значительного числа видов этого семейства фуникулярный обтуратор не формируется.

Для семяпочек губоцветных характерен однослойный нуцеллус, клетки которого у многих видов начинают дегенерировать уже ко времени мейоза материнской клетки макроспор, на что впервые обратила внимание Балицка-Ивановска (Balicka-Iwanowska, 1899). Шнарф (Schnarf, 1918) у сравнительно большого числа представителей *Labiatae* подробно описал процесс дегенерации нуцеллусов в тенуинуцеллятных семяпочках. С его данными в этом отношении совпадают также данные Юнеля (Junell, 1937).

Генгали (Ganguly, 1948) также указал на наличие однослойного нуцеллуса у некоторых видов, отметив при этом, что археспориальная клетка непосредственно становится материнской клеткой макроспор, не отделяя кроющей клетки. Исключениями в этом отношении, согласно данным Генгали, являются *Anisomeles indica* O. Kze. и *Leonurus sibiricus* L., у которых археспориальная клетка перед переходом к мейозу претерпевает одноразовое периклинальное деление.

На тот факт, что у подавляющего большинства изученных *Labiatae* женский археспорий является, как правило, одноклеточным, а археспориальная клетка становится материнской клеткой макроспор без предварительного отделения кроющей клетки, указывали и другие авторы (Jönsson, 1879—1880; Guignard, 1882; Sharp, 1911; Schnarf, 1918; Дзевалтовский, Полищук, 1974). Однако Веск (Vesque, 1878, 1879) и другие авторы (Strasburger, 1879; Schnarf, 1918; Ganguly, 1948; Полищук, Дзевалтовский, 1971а; Полищук, 1972; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976) отмечали, что у отдельных губоцветных в нуцеллусе семяпочки могут сформироваться две, а иногда и большее число археспориальных клеток. Таким образом, для губоцветных, согласно классификации, данной Поддубной-Арнольди (1964, 1976) женским археспориям, характерными являются его четвертый и иногда пятый типы.

Некоторые данные относительно особенностей макроспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Labiatae* можно найти уже в работах Варминга (Warming, 1873, 1878) и Веска (Vesque, 1878, 1879).

Гиньяр (Guignard, 1882) указал, что у изучавшихся отдельных видов рода *Salvia* L. формирование зародышевого мешка осуществляется из халазальной макроспоры тетрады. Аналогичное явление позже отмечали Страсбургер (Strasburger, 1900) у некоторых представителей родов *Lamium* L., Шарп (Sharp, 1911) — у *Physostegia* Benth., Шнарф (Schnarf, 1918) — у *Galeopsis* L., *Ballota* L., *Satureja* L., *Prunella* L., Бушнель (Bushnell, 1936) — у *Monarda* L., Мэрти (Murthy, 1940, 1946) — у *Ocimum* L., *Orthosiphon* Benth., Юнель (Junell, 1937) — у вышеперечисленных видов губоцветных, исследованных им.

Развитие зародышевого мешка из халазальной макроспоры тетрады у губоцветных наблюдали и другие исследователи (Адмиральская, 1960в; Канделаки, Кобахидзе, 1971; Дзевалтовский, 1971а; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976; Курбанов, 1973).

Юнель (Junell, 1937) и Генгали (Ganguly, 1948) отмечают, что три нефункциональные макроспоры тетрады могут сохраняться, постепенно дегенерируя, вплоть до четырехъядерной стадии зародышевого мешка, что, по мнению этих авторов, является характерным для большинства *Labiatae*. Интересно отметить данные Лавса (Laws, 1930), который указал, что у *Lavandula spica* L. все четыре макроспоры тетрады определенное время остаются визуально абсолютно идентичными.

При изучении эмбриологии *Salvia sclarea* L. и *S. officinalis* L. (Полищук, Дзевалтовский, 1971а; Полищук, 1972; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976) было установлено, что у этих видов (преимущественно у *S. officinalis*) наблюдаются случаи одновременного развития в нуцеллусе семяпочки двух материнских клеток макроспор. Зародышевый мешок развивается обычно из халазальной маркроспоры тетрады. Тем не менее (что более характерно для *S. officinalis* L.) отмечены случаи формирования зародышевого мешка и из субмикропилярной макроспоры тетрады, или такие случаи, когда все четыре макроспоры одновременно начинали развиваться в зародышевые мешки. Иногда один зародышевый мешок в нуцеллусе семяпочки формировался из халазальной, а другой — из субмикропилярной или же соответственно из халазальной и эпихалазальной макроспор одной и той же тетрады. Дзевалтовский и Полищук отмечают, что из нескольких зародышевых мешков, формирующихся в одной семяпочке у исследованных ими шалфеев, стадии полной дифференциации достигает лишь один, тогда как добавочные зародышевые мешки со временем дегенерируют на одно-четырехъядерной стадии развития.

Обобщая данные ряда авторов (Hofmeister, 1858, 1859а, б; Jönsson, 1879—1880; Soltwedel, 1882; Hubert, 1896; Billings, 1901, 1909; Rupert, 1902; Schnarf, 1918; Ruttle, 1931, 1932; Junell, 1937; Murthy, 1940, 1941, 1942, 1946, 1947; Ganguly, 1948; Адмиральская, 1960а; Канделаки, Кобахидзе, 1971; Полищук, Дзевалтовский, 1971а; Курбанов, 1973; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976, и др.), можно сделать вывод, что развитие зародышевого мешка у губоцветных осуществляется по Polygonum-типу. Как отмечают некоторые из упомянутых выше авторов, его формирование начинается с заметного увеличения в размерах халазальной макроспоры и ее ядра (в случае развития зародышевого мешка из этой макроспоры) с последующим митотическим делением этого ядра, а также, как правило, с синхронной упомянутому делению дегенерацией нуцеллуса семяпочки. Шнарф (Schnarf, 1918) отметил, что у *Labiatae* интенсивное увеличение зародышевого мешка в длину особенно активно осуществляется начиная с четырехъядерной стадии развития последнего и лишь после того, как однослойный нуцеллус семяпочки практически полностью дегенерирует.

По мнению Шмида (Schmid, 1906) и Шнарфа (Schnarf, 1918), латеральному росту зародышевого мешка у растений семейства губоцветных в зоне халазы препятствует внутренняя эпидерма интегумента семяпочки, формирующая здесь эндотелий или интегументальный тапетум. На ин-

тенсивное увеличение у губоцветных размеров зародышевого мешка, начиная лишь с четырехъядерной стадии развития последнего, кроме Шнарфа (Schnarf, 1918), указали также Ратл (Ruttle, 1931) и Юнель (Junell, 1937), исследовавшие отдельных представителей родов *Mentha* L., *Lycopus* L., *Salvia* L., *Satureja* L., *Ajuga* L. и других.

Биллингс (Billings, 1901, 1909), Шнарф (Schnarf, 1918, 1929, 1931), Ратл (Ruttle, 1931, 1932), Карлсон и Стюарт (Carlson, Stuart, 1936), Юнель (Junell, 1937), Мэрти (Murthy, 1940, 1946, 1947), Генгали (Ganguly, 1948), а также другие исследователи наблюдали у отдельных *Labiatae* сформированные зародышевые мешки, окруженные почти по всей своей протяженности интегументальным тапетумом. С другой стороны, некоторые из этих авторов отмечают, что у большинства губоцветных интегументальный тапетум формируется исключительно вокруг халазальной зоны зародышевого мешка, тогда как не граничащая с интегументальным тапетумом микропилярная его зона, разрастаясь латерально, глубоко внедряется в микропилярную часть семяпочки.

Формирование интегументального тапетума не наблюдалось у *Lallemantia iberica* (Stev.) Fisch. et Mey., *Salvia greggii* Gray, *S. leucantha* Cav., *S. splendens* Ker.

Особенности развития зародышевых мешков и строения их яйцевых аппаратов описаны Тьюласне (Tulasne, 1855) и Фишером (Fischer 1880); формирование яйцевого и антиподального аппаратов изучали Гофмейстер (Hofmeister, 1858, 1859а, б), Страсбургер (Strasburger, 1879, 1889) и Гиньяр (Guignard, 1882). Хотя данные этих авторов представляют сейчас лишь исторический интерес, отдельные из них и сегодня заслуживают внимания.

Согласно данным (Schnarf, 1918, 1931; Junell, 1937; Адмиральская, 1960а; Полищук, Дзевалтовский, 1971а; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976), синергиды полностью сформированного зародышевого мешка *Labiatae* снабжены на уровне своих ядер латеральными гребнеподобными отростками и имеют четко выраженный нитчатый аппарат. На эти признаки у синергид губоцветных в свое время обратил внимание еще Габерман (Habermann, 1906). Гребнеподобные отростки особенно отчетливо выражены у синергид представителей родов *Anisomeles* O. Kze., *Leonurus* L., *Mentha* L., *Orthosiphon* Benth., *Stachys* L.

Яйцеклетка в зародышевых мешках губоцветных обычно имеет грушевидную форму и располагается под синергидами, несколько выступая при этом над их апикальной частью. Полярные ядра в центральной клетке, как правило, сливаются до оплодотворения. Правда, Л. А. Кобахидзе (1975б) сообщает и о случаях неслияния полярных ядер до оплодотворения у *Ocimum basilicum* L., что, однако, может быть рассмотрено в качестве исключения. Антиподы являются сравнительно эфемерными структурами; они обычно начинают дегенерировать вскоре после того как сформируются, и лишь у отдельных представителей *Labiatae* антиподы могут иногда наблюдаться даже на стадиях эндоспермогенеза.

Большое разнообразие в форме антипод и их поведении в зародышевых мешках, а также в формировании гаусториальных структур (эндоспермальных гаусториев) у некоторых видов *Labiatae* описано Коултером и Чемберленом (Coulter, Chamberlain, 1903). О развитии зародышевого мешка у *Hyssopus officinalis* L. и *Leonurus cardiaca* L. сообщено в работе Гиньяра (Guignard, 1893). Данные изучения особенностей формирования зародышевого мешка у отдельных видов родов *Satureja* L. и *Acinos* Moench изложены в работе Гусса (Huss, 1906).

Биллингс (Billings, 1909) описала развитие зародышевого мешка, зародыша и эндосперма наряду с некоторыми другими губоцветными также и у ряда видов рода *Salvia* L. У других представителей этого рода особенности формирования зародышевого мешка и эндосперма изучал также Шнарф (Schnarf, 1918). Эмбриологические исследования шести видов рода *Salvia* L., распространенных в отдельных районах американского континента, осуществили Карлсон и Стюарт (Carlson, Stuart, 1936).

Следует упомянуть также работу Шюргоффа (Schürhoff, 1927), который исследовал особенности развития зародышевого мешка у *Mentha piperita* L. Согласно данным этого исследователя, у мяты перечной весьма часто наблюдаются случаи дегенерации зародышевых мешков на самых различных стадиях развития. Эмбриологию представителей рода *Mentha* L. изучали также Лейтц (Leitz, 1929), Ратл (Ruttle, 1931) и С. А. Адмиральская (1960а, б, в), которая внесла существенный вклад в изучение стерильности у ее аллополиплоидной формы.

Несколько исследователей (Laws, 1930; Murthy, 1940, 1942, 1946, 1947; Ganguly, 1948; Шоферистова, 1970а, б; Канделаки, Кобахидзе, 1971) изучали развитие зародышевого мешка у представителей родов *Ocimum* L., *Lavandula* L., *Orthosiphon* Benth., *Anisomeles* O. Kze., *Leonurus* L. В последнее время подробно исследуются особенности развития элементов женской генеративной сферы, помимо *Lavandula spica* L., также у *Salvia officinalis* L., *S. sclarea* L., *Melissa officinalis* L., *Thymus vulgaris* L., *Majorana hortensis* Moench, *Origanum vulgare* L., *Ocimum basilicum* L. (Полищук, Дзевалтовский, 1971а, б; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976); Дзевалтовский и Полищук приводят, в частности, немало новых данных относительно особенностей процесса формирования зародышевых мешков у исследуемых ими губоцветных, причем обращают особое внимание на своеобразие в динамике развития, а также в морфологии зародышевого мешка у *Lavandula spica* L.

Опыление и оплодотворение

Из работ, в той или иной мере касающихся вопроса изучения процессов опыления и оплодотворения губоцветных в первую очередь необходимо упомянуть публикацию Тьюласне (Tulasne, 1855). Уже в середине прошлого века этот автор у исследуемых им растений описал ряд фаз процесса оплодотворения, а также развития зародыша. Затем Шахт (Schacht, 1858) привел отдельные данные о процессе оплодотворения у *Stachys sylvatica* L., но им не были конкретно рассмотрены последующие за оплодотворением изменения в зародышевом мешке. Шатэн (Chatin, 1874), исследуя развитие и строение зародышевого мешка, попытался проследить за ростом пыльцевой трубки в столбике пестика. Учитывая несовершенство микроскопической техники того времени, необходимо отметить, что Тьюласне, Шахт и Шатэн выполнили большую и скрупулезную работу, результаты которой представляют и сегодня определенный научный интерес.

Отдельные данные, касающиеся процесса оплодотворения у *Stachys palustris* L., находим и в работе Биллингс (Billings, 1909). Шарп (Sharp, 1911) и Шнарф (Schnarf, 1929) у некоторых видов *Labiatae* сравнительно подробно описали особенности роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Я. С. Модилевский (1953) отметил, что у представителей сем. *Labiatae* с гинобазисными столбиками пыльцевые трубки дорастают сначала до основания гинецея, а уже оттуда проникают в гнезда завязи и далее — к семяпочкам. Проникновение пыльцевых трубок в семяпочки осуществляется, как правило, через микропиле. Таким образом, для них характерна типичная порогамия.

Дальгрен (Dahlgren, 1927, 1928), изучая процесс оплодотворения у губоцветных, отметил, что у отдельных его представителей синергиды после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок могут оставаться либо совершенно неповрежденными, либо повреждается одна из них. Согласно данным некоторых авторов, изучавших процессы опыления и оплодотворения (Полищук, Дзевалтовский, 1971а; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976), в микропиле семяпочки проникает, как правило, лишь одна пыльцевая трубка. Последняя при вхождении в зародышевый мешок разрушает лишь одну из его синергид, тогда как другая, постепенно дегенерируя, может в отдельных случаях сохраняться вплоть до первого

деления первичного ядра эндосперма (исследовавшиеся этими авторами восемь видов губоцветных указаны выше).

Дзевалтовский и Полищук отметили также, что у *Thymus vulgaris* L. и *Origanum vulgare* L. удалось наблюдать процесс двойного оплодотворения; сначала осуществляется слияние одного спермия с ядром центральной клетки, тогда как слияние другого спермия с ядром яйцеклетки происходит лишь после формирования первичного ядра эндосперма. Двойное оплодотворение протекает по премитотическому типу (Герасимова-Навашина, 1957). Этот же тип оплодотворения в зародышевых мешках *Thymus collinus* M. B. и *Th.caramarianicus* Klock. et Schost. установлен Э. А. Курбановым (1973). Согласно данным ряда авторов (Guignard, 1893; Billings, 1909, Schnarf, 1918; Dahlgren, 1927; Полищук, Дзевалтовский, 1974, 1976), у исследованных ими губоцветных после оплодотворения зигота значительно удлиняется, проникая при этом в ткань эндосперма.

Эмбриогенез

Первые весьма приближенные сведения об эмбриогенезе у тех или иных видов сем. *Labiatae* можно найти в публикациях ряда исследователей (Schleiden, 1846; Tulasne, 1849, 1855; Schacht, 1850; Hofmeister, 1858; Hanstein, 1870; Guignard, 1893; Koorders, 1896; Vandendries, 1909).

Согласно данным Биллингс (Billings, 1909), зародыш у всех изученных ею видов, принадлежащих к 14 родам сем. *Labiatae*, снабжен более или менее удлиненным многоклеточным подвеском. Биллингс отмечает, что у представителей рода *Salvia* L. подвесок укорочен.

Шарп (Sharp, 1911) приводит данные по изучению эмбриогенеза у некоторых губоцветных, но его данные, на наш взгляд, не дают полного представления о закономерностях эмбриогенеза у исследованных видов.

Наиболее детально изучили эмбриогенез *Labiatae* Суэж (Souéges, 1921а, б, в) у *Glechoma hederacea* L., *Mentha spicata* L., *Lamium purpureum* L. Схема развития зародыша у *Mentha spicata* L. была предложена Суэжем Souéges, 1921а) в качестве эталона для всех представителей этого семейства. Как отмечает Суэж, у *Mentha spicata* процесс сегментации клеток зародыша сравнительно несложен, регулярен и постоянен. Ратл (Ruttle, 1931) установила, что последовательность и характер клеточных делений при эмбриогенезе у *Lycopus europaeus* L. приближается к тому, что наблюдал Суэж (Souéges, 1921а) у *Mentha spicata* L. и *Glechoma hederacea* L. Эмбриогенез у отдельных видов *Labiatae* изучался и рядом других авторов (Corti, 1930; Carlson, Stuart, 1936; Lebeque, 1952). Карлсон и Стюарт, в частности, отметили, что форма, величина и расположение полностью созревшего зародыша в семени, а также содержание в нем запасных питательных веществ являются различными не только у видов, относящихся к различным родам этого семейства, но существенно различаются между собой даже у разных видов одного и того же рода. Последнее было отчетливо подтверждено этими авторами на примере нескольких видов рода *Salvia* L., которые Карлсон и Стюарт всесторонне исследовали.

Крете (Crété, 1942, 1946, 1963) на основе собственных наблюдений, а также анализа данных других авторов по эмбриогенезу приходит к выводу, что для видов губоцветных характерно развитие зародыша по Cruciferae-типу (Schnarf, 1929). Этот вывод Крете подтверждается новейшими данными авторов, изучавших в последнее время эмбриологию губоцветных (Полищук, Дзевалтовский, 1971а, б; Дзевалтовский, Полищук, 1974, 1976; Курбанов, 1973, и др.).

Особенности развития зародыша у отдельных представителей *Labiatae* были детально исследованы Генгали (Ganguly, 1948); он показал, что у *Leonurus sibiricus* L. ранний эмбриогенез протекает по промежуточной форме между эмбриогенезом у видов родов *Mentha* L., *Glechoma* L., с одной стороны, и *Lamium* L. — с другой. Нужно сказать, что случаи развития зародыша у некоторых *Labiatae* по такой промежуточной форме были обнаружены в свое время также и Суэжем (Souéges, 1921а).

Мортье и Лебек (Mortier, Lebeque, 1966), изучая эмбриогенез у *Ballota foetida* Lamk., отметили значительное увеличение базальной клетки двуклеточного предзародыша, из которой впоследствии формируются гипофиз и подвесок зародыша. Аналогичное явление не наблюдали у других представителей *Labiatae*.

Эндоспермогенез

Все исследованные до настоящего времени виды губоцветных характеризуются клеточным типом эндосперма (Hegelmaier, 1878; Soltwedel, 1882; Billings, 1909; Samuelson, 1913; Schnarf, 1918; Laws, 1930; Junell, 1934, 1937; Carlson, Stuart, 1936; Murthy, 1940, 1941; Crété, 1942, 1946, 1951; Канделаки, Кобахидзе, 1971; Дзевалтовский, Полищук, 1971а, б, 1974, 1976, и др.). Шнарф (Schnarf, 1918) выделяет у видов *Labiatae* четыре типа развития эндосперма а именно: Scutellaria -, Brunella (Prunella)- Galeopsis- и Stachys- типы и дает подробное описание особенностей каждого из них.

При изучении эндоспермогенеза у *Lavandula spica* L. Полищук и Дзевалтовский (1971б) установили, что у растений этого вида развитие эндосперма протекает по особому типу, характерному только для данного вида. Этот тип был классифицирован авторами как самостоятельный Lavandula- тип эндоспермогенеза.

Ряд авторов занимались анализом развития эндосперма у губоцветных с точки зрения возможного значения этого признака для систематики и филогении с привлечением к исследованию также и представителей других семейств порядка *Tubiflorae* (Jönsson, 1879—1880; Schmid, 1906; Sharp, 1911; Jacobsson-Stiasny, 1913; Wettstein, 1933). Лавс (Laws, 1930) и Юнель (Junell, 1937) приводят интересные данные относительно особенностей развития эндосперма у некоторых видов рода *Lavandula* L. Своеобразный тип развития эндосперма у *Salvia mellifera* Greene описали Карлсон и Стюарт (Carlson, Stuart, 1936).

Некоторые авторы в своих работах попытались уточнить классификацию типов развития эндосперма, предложенную Шнарфом. В частности, Юнель (Junell, 1934, 1937) сформулировал следующую точку зрения: классифицированный Шнарфом Galeopsis-тип развития эндосперма у видов *Labiatae* можно рассматривать в качестве отдельного случая Brunella-типа. Однако Мэрти (Murthy, 1940, 1941, 1942) ставит под сомнение точку зрения Юнеля, приводя собственные данные исследования эндоспермогенеза у видов рода *Ocimum* L.

Необходимо особо подчеркнуть, что эндосперм у видов губоцветных имеет специфическое образование: эндоспермальные гаустории могут быть микропилярными и халазальными. Шнарф (Schnarf, 1918) сообщил о наличии такого рода гаусториев у *Satureja* L., *Mentha* L., *Salvia* L., *Thymus* L., *Prunella* L. Он отмечает, что у представителей родов *Galeopsis* L. и *Ballota* L. эти гаустории небольших размеров, а у видов, относящихся к родам *Scutellaria* L. и *Ajuga* L., они практически отсутствуют. Шнарф полагал, что различный уровень развития эндоспермальных гаусториев у губоцветных может иметь определенное значение при построении систематики сем. *Labiatae*. С этой точки зрения Шнарфом была предпринята попытка установления взаимосвязи между различными способами и степенью развития эндоспермальных гаусториев губоцветных.

Кроме Шнарфа, формирование эндоспермальных гаусториев у губоцветных изучала также и Биллингс (Billings, 1909), указавшая, что у всех исследованных ею видов этого семейства, исключая виды рода *Salvia* L., наблюдалось формирование микропилярного эндоспермального гаустория. Последний у большинства изученных Биллингс видов был хорошо развит и производил впечатление органа, связанного с трофическими фукциями. Однако у *Scutellaria parvula* L., *Teucrium canadensis* L. и *Lycopus rubellus* L., по ее данным, микропилярный эндоспермальный гаусторий имеет небольшие размеры и его роль в транспортировке пита-

тельных веществ к развивающемуся клеточному эндосперму может быть или совсем незначительной, или же сводится к нулю. Развитие эндоспермальных гаусториев у губоцветных исследовалось сравнительно подробно также и Крете (Crété, 1951). Наличие эндоспермальных гаусториев у весьма значительного числа представителей сем. *Labiatae* отмечено и некоторыми другими упомянутыми выше исследователями.

Из всего сказанного можно сделать вывод, что для подавляющего большинства исследованных губоцветных характерным является наличие в большей или меньшей степени развитых эндоспермальных гаусториев, как микропилярных, так и халазальных. Эти гаустории могут приобретать весьма крупные размеры; они имеют выросты и густую цитоплазму, в которой нередко наблюдаются крахмальные зерна и свободные эндоспермальные ядра.

Л. А. Кобахидзе (1975а) исследовала поведение ядер в гаусториях у *Ocimum basilicum* L. и *Satureja hortensis* L. Она отметила, что у *Ocimum basilicum* свободные ядра эндоспермального гаустория претерпевают несколько повторных делений, после чего может наступить их слияние, что ведет к формированию полиплоидных ядер. У *Satureja hortensis*, по данным Кобахидзе, полиплоидизация ядер эндоспермальных гаусториев осуществляется путем эндомитоза. Как полагает Кобахидзе, структурные превращения ядер эндоспермальных гаусториев у губоцветных должны быть учтены в работах, связанных с вопросами таксономии сем. *Labiatae*. В другой работе Кобахидзе (1975б) приведено детальное описание особенностей эндоспермогенеза у *Ocimum basilicum*. Кобахидзе считает, что у губоцветных, характеризующихся несколькими типами эндоспермогенеза, строение и дифференциация эндосперма, в том числе и его гаусториев, определяются пространственным расположением ядер и клеток этих структур, что является предпосылкой для осуществления митотических ядерных делений в той или иной строго определенной плоскости.

Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна

Вопросам изучения микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у представителей сем. *Labiatae* впервые было уделено внимание еще в публикации Варминга (Warming, 1873). Затем Элфвинг (Elfving, 1880), исследовав *Salvia verticillata* L., указал, что у этого растения созревшие пыльцевые зерна двуядерные.

Несколько позже Герен (Guérin, 1917, 1919) дал описание процесса микроспорогенеза у целого ряда представителей рода *Salvia*: *S. splendens* Sell., *S. officinalis* L., *S. verticillata* L., *S. cacalioefolia* Benth., *S. interrupta* Sch., *S. napifolia* Jacq., *S. canariensis* L., *S. semiartrata* Zuss., *S. convertiflora* Pohl., *S. longistyla* Benth.

Шюргофф (Schürhoff, 1926), основываясь на данных ряда авторов, изучавших развитие пыльцевого мешка у губоцветных, сначала указал, что для всех изученных представителей *Labiatae* характерным является двуклеточный тип пыльцевого зерна. Однако несколько позже этот же автор (Schürhoff, 1927) у представителей рода *Mentha* L. отметил формирование и трехклеточных пыльцевых зерен. Эти данные Шюргоффа были сразу же подтверждены Вольфом (Wolf, 1929) и Лейтцем (Leitz, 1929). При эмбриологическом изучении *Lavandula spica* L. Лавс (Laws, 1930) также установил наличие трехклеточных пыльцевых зерен. В отличие от Шюргоффа (Schürhoff, 1926) Лавс считал, что трехклеточный тип пыльцевого зерна является характерным для всех представителей сем. *Labiatae*.

Горчинский (Gorczyński, 1929), изучая развитие пыльцевого зерна у *Lamium amplexicaule* L., указал, что у этого растения оно является двуклеточным; сходный тип пыльцевых зерен описали у *Dracocephalum moldavica* L. В. Н. Панютина-Мухина (1933), а у *Ocimum canum* Sims. — И. М. Голубинский (1936). Последний в работе 1947 г. отметил у *Ocimum canum* аномальные, гигантских размеров пыльцевые зерна, которые фор-

мировались, по его мнению, вследствие нарушений мейоза материнских клеток пыльцевых зерен.

Шнарф (Schnarf, 1937), основываясь на данных собственных исследований, указал, что трехклеточные пыльцевые зерна характерны для *Elscholtzia fruticosa* Willd. и *Salvia verticillata* L., а двуклеточные — для *Scutellaria altissima* L., *Lamium flexuosum* L., *Phlomis alpina* L. и *Stachys grandiflora* L.

Исследуя развитие мужского гаметофита у *Labiatae*, В. В. Финн (1939а, б) установил, что двуклеточные пыльцевые зерна характерны для *Ajuga genevensis* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Sideritis montana* L., *Phlomis tuberosa* L., *Lamium laevigatum* L. (syn. *Lamium maculatum* auct., non L.), *Ballota nigra* L., *Leonurus sibiricus* L., *Stachys sylvatica* L.

Трехклеточные пыльцевые зерна описаны В. В. Финном у *Lavandula spica* L., *Salvia officinalis* L., *Melissa officinalis* L., *Origanum majorana* L., (syn. *Majorana hortensis* Moench). Развитие пыльцевых зерен у ряда видов рода *Salvia* изучали Карлсон и Стюарт (Carlson, Stuart, 1936), а особенности развития пыльников у отдельных видов сем. *Lamiaceae* — Будель (Budell, 1964).

Согласно данным Эрдтмана (Erdtman, 1945, 1952), у губоцветных обнаружены два основных морфологических типа пыльцевых зерен — с тремя и шестью меридиональными бороздами. Упомянутые типы, как отмечает автор, являются характерными для представителей определенных подсемейств и триб *Labiatae*.

Лейтнер (Leitner, 1942) отмечает, что пыльцевые зерна с тремя меридиональными бороздами высеиваются из пыльников на двуклеточной стадии своего развития, тогда как шестибороздчатые пыльцевые зерна высеиваются на трехклеточной стадии.

Изучение развития пыльцевых зерен у губоцветных продолжается и в настоящее время как зарубежными (Wunderlich, 1967), так и отечественными авторами. В частности, Г. В. Канделаки и Л. В. Кобахидзе (1971) установили, что у *Ocimum basilicum* L. в отличие от *Ocimum canum* Sims. пыльцевые зерна высеиваются из пыльников на трехклеточной стадии.

Трехклеточный тип пыльцевого зерна установлен у *Thymus collinus* M. B. и *Th. caramarianicus* Klock. et Schost. (Курбанов, 1971, 1973). Такой же тип характерен для *Lavandula vera* D. C. (Коваленко, 1971). Особенности микроспорогенеза и развития мужского гаметофита исследованы Е. Г. Шоферистовой (1973) у лавандина, являющегося гибридом между *Lavandula vera* и *L. spica* L. Проведена интересная работа по изучению формирования пыльцевых зерен у *Origanum vulgare* L. и *Thymus marschallianus* Willd. (Верещагина, 1973). Для эмбриологического анализа В. А. Верещагина выбрала формы этих видов, характеризующиеся стойкой мужской стерильностью. Она отметила, что в функционально пестичных цветках исследованных объектов микроспорогенез осуществляется с определенными нарушениями, ведущими к стерилизации пыльцевых зерен. В то же время у типично обоеполых цветков этих же видов формирование пыльцевых зерен осуществляется вполне нормальным путем.

Большинство упомянутых выше авторов, изучавших особенности формирования элементов мужской генеративной сферы у губоцветных, считают, что пыльники у них четырехгнездные, состоят из эпидермы, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума. Оболочки клеток эндотеция снабжены фиброзными утолщениями, средний слой эфемерный и вскоре после своего формирования разрушается, тапетум — секреторного типа. Клетки его в процессе развития становятся многоядерными. У отдельных видов рода *Salvia* тапетальные клетки, граничащие со связником, радиально удлиняются. Это явление обусловливает на поперечном срезе пыльника почковидную форму пыльцевого гнезда. Мейоз материнских клеток пыльцевых зерен у губоцветных завершается симультанным образованием тетрад микроспор, имеющих тетраэдрическую форму (реже — изобилатеральную. Зрелые пыльцевые зерна могут быть либо дву-, либо трехклеточными. В клейстогамных цветках *Lamium amplexicaule* L. пыльцевые зерна

прорастают в пыльниках; клетки эндотеция этого растения лишены фиброзных утолщений.

Основываясь на данных эмбриологических исследований сем. *Labiatae*, изложенных в настоящей статье, можно отметить, что главными цитоэмбриологическими критериями, говорящими о продвинутости этого семейства, является наличие у подавляющего большинства из исследованных его видов трехклеточной пыльцы. Кроме того, практически все виды *Labiatae* характеризуются тенуинуцеллятной однопокровной семяпочкой, одноклеточным женским археспорием с отсутствием кроющих клеток, наличием интегументального тапетума, эндоспермальными гаусториями (микропилярным и халазальным).

ЛИТЕРАТУРА

Адміральская С. А. **1960а.** Оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма у аллополиплоидной формы перечной мяты (*Mentha piperita* L.). ДАН СССР, 130, 4. — **1960б.** Оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма у аллополиплоидной формы перечной мяты (*Mentha piperita* L.). В кн.: Третье Всесоюзн. совещ. эмбриологов. Тез. докл., М. — **1960в.** Стерильность у перечной мяты (*Mentha piperita* L.) и ее преодоление. Автореф. канд. дис., Краснодар.

Верещагина В. А. **1973.** Микроспорогенез у некоторых бурачниковых и губоцветных с устойчивой мужской стерильностью. Мат. Всесоюзн. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений». М.

Герасимова-Навашина Е. Н. **1957.** Оплодотворение как онтогенетической процесс. Бот. ж., 42, 11.

Голубинский И. Н. **1936.** Эмбриологический анализ развития мужского гаметофита у *Ocimum canum*. Сов. бот., 3. — **1947.** Ненормальності в розвитку чловічого гаметофіту в *Ocimum canum* Sims. Бот. ж. АН УРСР, 4, 1—2.

Дзевалтовський А. К., В. С. Поліщук. **1974.** Дослідження розвитку жіночої генеративної сфери у деяких інтродкованих представників родини губоцвітних. В кн.: Ботанічні сади вузів УРСР — науці і народному господарству. — **1976.** Исследование особенностей развития элементов женской генеративной сферы у шалфея мускатного (*Salvia sclarea* L.). Мат. научн. конф. «Новые культуры в народном хозяйстве и медицине» (Киев, 5—7 июня 1975 г.). I, Киев.

Канделаки Г. В., Л. А. Кобахидзе. **1971.** К эмбриологии базилика огородного. Мат. V Всесоюзн. совещ. по эмбриол. раст., Кишинев.

Кобахидзе Л. А. **1975а.** Структурные изменения гаусториальных ядер некоторых губоцветных (*Ocimum basilicum* L.). В кн.: Тез. докл. на XII МБК, I, Л. — **1975б.** К изучению некоторых процессов, влияющих на формирование эндосперма и эндоспермальных гаусториев у базилика огородного (*Ocimum basilicum* L.). Сообщ. АН ГрузССР, 80.

Коваленко В. А. **1971.** Формирование тканей пыльника и пыльцевых зерен у лаванды настоящей. Мат. V Всесоюзн. совещ. по эмбриол. раст., Кишинев.

Курбанов Э. А. **1971.** Микроспорогенез чебреца (*Thymus collinus* M. B.). Мат. V Всесоюзн. совещ. по эмбриол. раст., Кишинев. — **1973.** Цитоэмбриология чебреца в условиях Апшерона. Мат. Всесоюзн. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений», М.

Модилевский Я. С. 1953. Эмбриология покрытосемянных растений

Панютина-Мухина В. Н. **1933.** Некоторые данные по цитоэмбриологии *Dracocephalum moldavica* L. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 42.

Поддубная-Арнольди В. А. **1964.** Общая эмбриология покрытосемянных растений. — **1976.** Цитоэмбриология покрытосемянных растений.

Поліщук В. С. **1972.** Ембріологічні дослідження шавлії мускатної (*Salvia sclarea* L.) та шавлії лікарської (*Salvia officinalis* L.). Укр. бот. ж., 29, 1.

Полищук В. С., А. К. Дзевалтовский. **1971а.** Эмбриологическое исследование некоторых представителей семейства губоцветных. Цитол. и ген., 5,3. (депонирована). — **1971б.** До ембріології лаванди колосової (*Lavandula spica* L.). Укр. бот. ж., 28, 6.

Тахтаджян А. А. 1966. Система и филогения цветковых растений.

Финн В. В. 1939а. Мужской гаметофит у губоцветных. Сов. бот., 2. — **1939б.** До історії розвитку чоловічого гаметофіта у *Labiatae*. Ж. інст. бот. АН УРСР, 20 (28).

Шоферистова Е. Г. **1970а.** Некоторые вопросы эмбриологии у лаванды. Мат. V конф. молодых ученых бот. садов Украины и Молдавии. Киев. — **1970б.** Спорогенез и развитие гаметофитов лаванды. Мат. V конф. молодых ученых бот. садов Украины и Молдавии. Киев. — **1973.** Особенности формирования генеративной сферы лавандина. Мат. Всесоюзн. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений». М.

Balicka-Iwanowska G. 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora, 86 : 47—71.

Billings F. H. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88 : 253—318. — 1909. The nutrition of the embryo sack and embryo in certain *Labiatae*. Kansas Univ., Sci. Bull., 5 : 37—83.
Budell B. 1964. Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blutenpflanzen. Bot. Ztschr., 42 : 1—28.
Bushnell E. P. 1936. Development of the macrogametophyte in certain *Labiatae*. The Bot. Gaz., 98 : 190—197.
Carlson E. M., B. C. Stuart. 1936. Development of spores and gametophytes in certain New World species of *Salvia*. New Phytologist, 35, 1 : 68—91.
Chatin J. 1874. Études sur le développement de l'ovule et de la graine les Scrophularinées, les Solanacées, les Borraginées et les Labiées. Ann. Sci. Nat. Bot., 5, 19 : 1—107.
Corti R. 1930. Embriologia del genera *Sonopsidium* Rach. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 37 : 138—143.
Coulter J. M., Ch. J. Chamberlain. 1903. Morphology of Angiosperms.
Crété P. 1942. Recherches histologiques et physiologiques sur l'embriologie des Labiatiflores. Contribution à l'étude des formation haustoriales. — 1946. Embryologie des Labiées. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Lavandula officinalis* Chaix. (*Lavandula vera* DC.), Bull. Soc. Bot. France, 93 : 7—8. — 1951. Répartition et intérêt phylogénétique des albumens á formation haustoriales chez les Angiosperms et plus particulièrement chez Gamopetales. Ann. Sci. nat., (2) 12 : 131—191. — 1963. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Bystropogon origanifolius*. Phytomorphology, 13 : 364—367.
Dahlgren K. V. 1927. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. Jahrb. Wiss. Bot., 67. — 1928. Hakenförmige Leistenbildungen bei Synergiden. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 46 : 343—443.
Elfving F. 1880. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Quart. J. Micros. Sci., 20 : 19—35.
Erdtman G. 1945. Pollen morphology and plant taxonomy. IV. *Labiatae*, *Verbenaceae* and *Avicenniaceae*. Svensk. Bot. Tidskr., 39 : 279—285. — 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An introduction to palynology, I). Stokholm, 218.
Fischer A. 1880. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Ztschr. Med. u. Nat., N. F. 7 : 27—34.
Ganguly K. K. 1948. Studies in the embryology of *Anisomeles indica* and *Leonurus sibiricus*. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 14, 4 : 181—212.
Gorczyński T. 1929. Recherches histocytologiques sur les fleures cléistogames chez *Lamium amplexicaule*, *Oxalis acetosella* et *Viola odorata*. Acta Soc. Bot. Polon., 6 : 248—295.
Guérin P. 1917. Sur l'étamine et le développement du pollen des Sauges. C. R. Acad. Sci. Paris, 165 : 1009—1012. — 1919. Développement de l'anthere et du pollen des Labiées. C. R. Acad. Sci. Paris, 168 : 182—185.
Guignard L. 1882. Recherches sur le sac embryonnaire des phanerogames angiosperms. Ann. Sci. nat. Bot., 6, ser. 13 : 136—199. — 1893. Recherches sur le développement de la graine et en particularier du tégument séminal. J. de Bot., 7, 13—14.
Habermann A. 1906. Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. Beih. zur. bot. Zentralbl. 20 : 300—317.
Hanstein J. 1870. Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen. Hansteins. Bot. Abh., I: 76—88.
Hegelmaier P. 1878. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dicotyledoner Keime mit Berüksichtigung der Pseudo-Monocotyledonenkeime. Stuttgart.
Hofmeister W. 1858. Neue Beobachtungen über Embryobildungen der Phanerogamen. Jahrb. für wissenschaft. Bot., 1 : 101—103. — 1859a. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Jahrbuch für wissenschaftliche Bot., 1 : 101—103. — 1859б. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprüglich einzelligem, nur durch Zellenteilung wachsedem Endosperm. Abhandlungen Köngl. Sachens Gesellschaft der Wissenschaft, 6 : 535—672.
Hubert E. 1896. Recherches sur le sac embryonnaire des plants grasses. Ann. Sci. nat. Bot., 8, 2 : 37—128.
Huss H. A. 1906. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beih. zur. bot. Zentralbl., 20, 1.
Jacobsson-Stiasny E. 1913. Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei anderen Rosales. Sitz.-Ber. Könglicher Akad. der Wissenschaft, Wien, 123, 1.
Jönsson B. 1879—1880. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermena. Lunds Univ. Årsskr., 16 : 1—86.
Junell S. 1934. Zur Gynäceum morphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. In: Symp. Bot. Upsaliensis, 4 : 1—219. — 1937. Die Samenentwicklung bei einiger Labiaten. Svensk. Bot. Tidskr., 31 : 67—110.
Koorders S. H. 1896. Morphologische und physiologische Embryologie von *Tectona grandis* L. f. Bot. Jahrb. f. Syst und Pflanzengeogr., 21 : 468—498.

L a w s D. **1930**. Zytologische Untersuchungen über den Formenkreis von *Lavandula spica* L.
L e b e q u e A. **1952**. Recherches embryogeniques sur quelques Dicotyledones Dialypetales. Ann. Sci. Nat. Bot., 2 : 13—21.
L e i t n e r J. **1942**. Ein Beiträge zur Kenntnis der Pollenkörner der *Labiatae*. Österr. bot. Zeitschr. 91 : 29—40.
L e i t z J. **1929**. Beiträge zur Zytologie der Gattung *Mentha*. Heil- und Gewurzpfl. Mitteilungen der Deutsch Hortus-Gesellschaft, 12 : 73—86, 113—131.
M o r t i e r J., A. L e b e q u e. **1966**. Embryogénie des Labiées. Développement de l'embryon chez le *Ballota foetida* Lamk. C. R. Acad. Sci. Paris, 262, ser. D, 1 : 87—91.
M u r t h y S. N. **1940**. Studies in the *Labiatae*. 1. Embryology of *Ocimum sanctum*, *O. canum* and *O. basilicum*. J. Mysore Univ., ser. B., part 10. — **1941**. The development of endosperm in *Leucas aspera* Spreng. Cur. Sci. (India), 10 : 257—259. — **1942**. Endosperm formation in *Anisomeles* sp. Cur. Sci. (India), 11 : 284—285. — **1946**. Studies in the *Labiatae*. 2. Contribution to the morphology of *Ocimum adscendens*. J. Univ. Bombay, 14 : 37—46. — **1947**. Studies in the *Labiatae*. Contribution to the morphology of *Orthosiphon stramineus*. J. Ind. Bot. Soc., 26 : 87—94.
R u p e r t J. **1902**. Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues des Gynoeceums bei *Lamium* und *Rosmarinus*. Lotus, 22 : 21—32.
R u t t l e M. L. **1931**. Cytological and embryological studies on the genus *Mentha*. Die Gartenbauwissenschaft, 4 : 428—468. — **1932**. Chromosome number, embryology and inheritance in the genus *Lycopus*. Die Gartenbauwissenschaft, 7 : 154—177.
S a m u e l s o n G. **1913**. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes Typen. Svensk. Bot. Tidskr., 7.
S c h a c h t H. **1850**. Entwicklungsgeschichte des Pflanzen embryos. Diss. Amsterdam.— 1858. Über pflanzenbefruchtung. Jahrb. für wissenschaft. Bot., 1.
S c h l e i d e n M. J. **1846**. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig : 8—24.
S c h m i d E. **1906**. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beih. zur bot. Zentralbl., 20, 1 : 175—299.
S c h n a r f K. **1918**. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der *Labiaten*. Denkschr. Acad. Wiss., Wien, 94 : 211—275. — **1929**. Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzenanatomie (Herausg. K. Linsbauer). II. Abt. 2, Teil., Berlin : 272—193. — **1931**. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin : 172—194. — **1937**. Studien über den Bau der Pollenkorner der Angiospermen. Planta, 27.
S c h ü r h o f f P. N. **1926**. Die Zytologie der Blütenpflanzen. — **1927**. Zytologische Untersuchungen über *Mentha*. Beitr. z. Biologie der Pflanzen 15 : 152—178.
S h a r p L. W. **1911**. The embryo sack of *Physostegia*. Bot. Gaz. 52 : 218—255.
S o l t w e d e l F. 1882. Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorläge der Kernteilung. Jenische Zeitschrift für Natur, 15 : 341—380.
S o u é g e s R. **1921a**. Embryogénie des Labiées Développement de l'embryon chez le *Mentha viridis* L. C. R. Acad. Sci. Paris, 172 : 1057—1058. — **1921б**. Recherches sur l'embryogénie des Labiées. Bull. Soc. Bot. France, 68 : 441—465. — **1921в**. Embryogenie des Labiées. Développement de l'embryon chez le *Glechoma hederacea* L. et le *Lamium purpureum* L. C. R. Acad. Sci. Paris, 173 : 48—50.
S t r a s b u r g e r E. 1879. Die Angiospermen und die Gymnospermen. — 1889. Über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histolog. Beitr., 2 : 80—92. — **1900**. Einige Bemerkungen zur Frage nach der «doppelten Befruchtung» bei den Angispermen. Bot. Zeit., 58, 2 : 78—99.
T i e g h e m P. **1907**. Structure du pistil et du fruit des Labiées, des Boragacées et les familles voisines. Ann. Sci. Nat. Bot. 5 : 321—350.
T u l a s n e L. R. **1849**. Etudes d'embryogénie végétale. Ann. Sci. Nat. Bot., 12 : 188—215. — **1855**. Nouvelles études d'embryogénie végétale. Ann. Sci. Nat. Bot., 4, 3 : 65—74.
V a n d e n d r i e s R. **1909**. Contribution á l'étude du développement des Crucifères. Cellule, 125 : 72—90.
V e s q u e J. 1878. Développement du sac embryonnaire des phanerogames angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot., 6, ser. 6 : 237—285. — **1879**. Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen. Bot. Zeit., 37 : 505—509.
W a r m i n g E. 1873. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Hansteins Bot. Abhandl., 2. — 1878. De l'ovule. Ann. Sci. Nat. Bot., 6, sér. 5 : 177—266.
W e t t s t e i n R. **1933**. Handbuch der systematischen Botanik, 1.
W o l f P. **1929**. Zytologische Untersuchungen über verschiedene Formen der *Mentha piperita*. Beitr. Pflanz., 17 : 351—392.
W u n d e r l i c h R. **1967**. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gleiderung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens. Österr. bot. Zeitschr., 114, 3.

Киевский государственный университет. Получено 2 IX 1976.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 581.14 (47+57)

Л. И. Малышев

РАЗВИТИЕ БОТАНИКИ В СИБИРИ В СОВЕТСКИЙ ПЕРИОД [1]

L. I. MALYSHEV. THE DEVELOPMENT OF BOTANY IN SIBERIA IN THE SOVIET PERIOD

За два века исследований Сибири со времени экспедиции Д. Г. Мессершмидта были накоплены обширные, но разрозненные материалы по флоре и первые данные о растительности отдельных районов. В советский период исследования были направлены на превращение растительного мира в производительную силу общества. В 30-е годы важный вклад в изучение растительного покрова Сибири внесли экспедиции Совета по изучению производительных сил наряду с деятельностью других учреждений Академии наук СССР и Томского государственного университета. После Великой отечественной войны основную работу по изучению растительного покрова Сибири выполняют местные академические учреждения, объединенные в 1957 г. в Сибирское отделение АН СССР. Задача на ближайшее будущее — систематизация и обобщение накопленных фактических материалов, продолжение сборов фактического материала, совершенствование методов исследования, усиление внимания к вопросам охраны и воспроизводства растительного мира. Необходимо также расширить фронт исследовательских работ по интродукции и акклиматизации растений.

Сибирь веками привлекала внимание ученых, купцов и промышленников как страна богатая, обширная и мало изведанная. Вместе с тем она была местом каторги и ссылки. Вероятно, самые первые ботанические сведения о Сибири собрала экспедиция Д. Г. Мессершмидта в 1719—1727 гг.

Главным итогом почти двухсотлетней истории исследования растительного покрова Сибири, проведенного до Октябрьской революции, было накопление обширных, но разрозненных материалов по ее флоре. Были получены также первые данные о растительности ряда районов. Однако обширные территории оставались на карте белыми пятнами. Совсем не было обобщающих сводок как по растительности в целом, так и по отдельным типам растительности. Кадры местных ботаников и краеведов были малочисленными и группировались в основном при организованном в 1885—1888 гг. Томском университете и в небольшом числе — при музеях, созданных отделами Русского географического общества в Иркутске, Омске, Минусинске, Красноярске, Троицкосавске.

Победа Великой Октябрьской социалистической революции привела после преодоления последствий разрухи к интенсификации ботанического изучения Сибири. Со временем пришло осознание того факта, что растительный мир — это производительная сила общества. Деятельность Академии наук СССР в Сибири и других районах страны была направлена

[1] Доклад на юбилейной сессии Общего собрания Отделения общей биологии АН СССР, посвященной 60-летию Великой Октябрьской социалистической революции (Москва, 14 ноября 1977 г.). Для его подготовки использован ряд справочных библиографических и обзорных материалов по истории исследования флоры, растительности и растительных ресурсов Сибири, включая данные о деятельности ботанических садов (Воробьева, 1964; Воробьева, Груздева, 1974; Воробьева, Пеньковская, 1975; Крылов Г., Салатова, 1969; Куминова, Соболевская, 1962; Липшиц, 1975; Попова, 1968; «Растительный мир Сибири и Дальнего Востока», 1963—1977; Сергиевская, 1961; Соболевская, 1971; Черепнин, 1954; Цицин, 1974, и др.).

на удовлетворение запросов народного хозяйства по пятилетним планам развития.

В 20-е годы выросли кадры сибирских ботаников и природоведов. В ряде городов активизировалась краеведческая работа. Вопросы организации научных исследований стали широко обсуждаться на краевых совещаниях и съездах. В 1926 г. в Новосибирске состоялся I Сибирский краевой научно-исследовательский съезд, а в 1931 г. в Иркутске — I Восточно-Сибирский научно-исследовательский съезд. Были обобщены результаты выполненных до Великой Октябрьской революции исследований растительного покрова Сибири. П. Н. Крылов опубликовал «Очерк растительности Сибири» (1919) и основополагающую работу «К вопросу о фитогеографическом районировании» (1925). В. Л. Комарову принадлежат «Краткий очерк растительности Сибири» (1922) и большой обзор «Растительность Сибири» (1924).

В период от Октябрьской революции до Великой отечественной войны растительный покров Сибири исследовали экспедиции из учреждений европейской части СССР и в меньшей мере — местные ботаники. Особенно много сделали Академия наук СССР и Томский государственный университет. Продолжила деятельность в Сибири созданная при Академии наук в годы первой мировой войны Комиссия по изучению естественных производительных сил России (КЕПС), реорганизованная в 1929 г. в Совет по изучению производительных сил (СОПС). Экспедиции СОПС собрали значительный материал по растительному покрову Кузбасса, Алтая, Прибайкалья и Якутии. Преимущественно после 1935 г. специализированные научно-исследовательские институты также снарядили в Сибирь ряд экспедиций.

Наряду с Томском появились центры ботанических исследований в Омске, Красноярске и Иркутске; Омск быстро превратился в крупный центр сельскохозяйственной науки Сибири. В нем была организована Сибирская сельскохозяйственная академия (Сибакадемия), переименованная в 1924 г. в Сибирский институт сельского хозяйства и лесоводства. Сибакадемия организовала в 20-х годах ряд почвенно-ботанических экспедиций. В 1929 г. в Омске была организована также Сибагростанция, которая в период до 1937 г. провела в ряде областей Сибири изучение и картирование естественных кормовых угодий.

В Томском государственном университете работали крупные ученые, среди них — Порфирий Никитич Крылов (1850—1931), Василий Васильевич Сапожников (1861—1924), Б. Н. Городков, Б. К. Шишкин, Н. Н. Лавров. Базой для научной работы были Гербарий и Ботанический сад. Гербарий имени П. Н. Крылова до сих пор находится в прекрасном состоянии. В 1926 г. в нем насчитывалось около 200 тыс. образцов. Это позволило П. Н. Крылову приступить в сотрудничестве с учениками к повторному, дополненному и расширенному изданию сводки «Флора Алтая и Томской губернии» (1901—1914 гг). В результате была создана замечательная региональная сводка «Флора Западной Сибири» (1927—1964). Геоботанические исследования возглавлял Виктор Владимирович Ревердатто (1891—1969). Сотрудники университета совершили экспедиции на Алтай, в Хакасию, Западный Саян и другие районы Сибири (Ревердатто, 1931, и др.).

В 1930 г. из Омска был переведен в Красноярск лесной факультет Сибирского института сельского хозяйства и лесоводства, реорганизованный там в Сибирский лесотехнический институт и переименованный затем в Сибирский технологический институт. Эта акция наряду с созданием в 1931 г. Сибирского научно-исследовательского института лесного хозяйства и лесоэксплуатации способствовала в последующем превращению Красноярска в центр лесных исследований.

В Прибайкалье ботанические исследования проводил Иркутский государственный университет, организованный вскоре после Октябрьской революции выходцами из Казанского университета.

Под эгидой Троицкосавского отдела Государственного географического общества, затем Кяхтинского музея краеведения и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) предпринято составление «Флоры Забайкалья». С 1929 по 1975 г. опубликованы 7 выпусков. Они охватывают таксоны от папоротникообразных до гераниевых, согласно системе Энглера. Это издание продолжается.

В годы Великой отечественной войны повышенное внимание уделялось изучению растительных ресурсов. Томский комитет ученых возглавил Б. П. Токин, занимавшийся изучением бактерицидов растительного происхождения. Фармаколог Н. В. Вершинин, ботаник В. В. Ревердатто, терапевт Д. Д. Яблоков исследовали лекарственные растения Сибири и предложили новые лечебные препараты. За эти исследования они были удостоены Государственной премии. Ботанический сад Томского государственного университета ввел в культуру ряд лекарственных растений и получил сотни килограммов лекарственного сырья.

Ботаническое изучение Сибири усилилось после разгрома фашистской Германии и поражения японского милитаризма. Ученые Томского государственного университета опубликовали под руководством Л. П. Сергиевской (1897—1970) последний (11-й) выпуск «Флоры Западной Сибири» П. Н. Крылова (1949) и два выпуска дополнительного тома этого издания (1961, 1964). Еще в 1937 г. был опубликован подготовленный В. В. Ревердатто и Л. П. Сергиевской первый выпуск «Конспекта приенисейской флоры». С 1960 г. издание возобновилось под названием «Флора Красноярского края». К настоящему времени опубликованы полностью или частично выпуски 2—6 и 9, некоторые из них — при участии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР. Л. П. Сергиевская предприняла издание «Флоры Забайкалья» независимо от одноименной сводки «Флоры Забайкалья», созданной сотрудниками Кяхтинского музея краеведения и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. С 1966 по 1972 г. она опубликовала четыре выпуска «Флоры», включающие папоротникообразные и однодольные. Это издание не завершено из-за смерти Л. П. Сергиевской.

В период работы в Томском медицинском институте В. В. Ревердатто исследовал ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири (Ревердатто, 1965, и др.). А. В. Положий из Томского государственного университета (теперь куратор Гербария имени П. Н. Крылова) произвела флорогенетический анализ рода лапчатка из семейства розоцветных Енисейской Сибири. Л. В. Шумилова уточнила геоботаническое районирование и обобщила данные по ботанической географии Сибири (Шумилова, 1962, и др.).

Заведующий кафедрой ботаники Красноярского государственного педагогического интитута Л. М. Черепнин (1906—1961) составил «Флору южной части Красноярского края» в шести выпусках (1957—1967), половина которых опубликована посмертно.

Экспедиции СОПС исследовали в послевоенные годы растительность Тувы и южного Забайкалья и продолжили работу в Якутии. Значительный вклад в изучение растительного покрова Сибири внес БИН. В 1948—1949 гг. в Центральном Саяне побывала его комплексная экспедиция под руководством Ал. А. и Ан. А. Федоровых. Интересные исследования выполнены институтом в Якутской АССР (работы А. Н. Лукичевой, Б. А. Юрцева и др.). БИН до сих пор уделяет большое внимание изучению растительного покрова сибирского севера. Под руководством Б. А. Тихомирова на п-ове Таймыр организованы стационарные исследования.

Крупные, основополагающие труды БИН включают рассмотрение растительного покрова Сибири, среди них «Геоботаническое районирование СССР» (1947); составленная под руководством Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы «Геоботаническая карта СССР» масштаба 1 : 4 000 000 (1954) с пояснительным текстом «Растительный покров СССР» (1956) в двух томах; монументальная 30-томная сводка «Флора СССР» (1934—1964),

являющаяся научной основой для углубленных региональных исследований растительного покрова. Под руководством А. И. Толмачева и при активном участии Б. А. Юрцева составляется «Арктическая флора СССР»; к настоящему времени опубликованы 7 выпусков (1960—1975), охватывающие семейства от многоножковых папоротников до крестоцветных, согласно системе Энглера.

В послевоенные годы в Сибири сформировались местные академические центры ботанических исследований. В настоящее время они выполняют основную часть исследовательской работы.

Еще в 1944 г. в Новосибирске был организован Западно-Сибирский филиал АН СССР, в состав которого вошел и Медико-биологический институт, реорганизованный затем в Биологический институт. В 1946 г. при Биологическом институте был создан Ботанический сад, который в 1951 г. отделился от института на правах отдела при Президиуме филиала, а в 1958 г. стал называться Центральным сибирским ботаническим садом (ЦСБС). Из биологического института в ЦСБС было переведено несколько ботанических лабораторий. Это обстоятельство позволило Биологическому институту усилить ориентацию на зоологические исследования. Для ЦСБС оно означало расширение профиля за пределы свойственной ботаническим садам проблемы по интродукции и акклиматизации растений и в то же время способствовало получению учреждением в 1961 г. статуса научно-исследовательского института первой категории. В 1964—1968 гг. экспозиции Ботанического сада перенесены в Академгородок, где институту выделен участок в 1060 га.

За 30 лет существования в качестве отдела и института ЦСБС исследовал полезные растения Западной Сибири (особенно Алтая) и условия их интродукции в районе Новосибирска, провел комплекс исследований по созданию научных основ озеленения населенных пунктов. К. А. Соболевская (1950, 1953) изучала растительность и флору Тувы. Коллектив геоботаников во главе с А. В. Куминовой всесторонне исследовал растительность Алтая и Хакасии (Куминова, 1960; «Растительный покров Хакасии», 1976; «Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области», 1974), а также некоторых других районов Западной и Енисейской Сибири. Под руководством Т. Г. Поповой монографически исследованы эвгленовые водоросли Советского Союза (Попова, 1966; Попова, Сафонова, 1976). Наряду с этим изучена дендрофлора Алтайско-Саянской горной области (Коропачинский, 1975), высокогорная флора Западного Саяна (Красноборов, 1976), составлен «Определитель растений Новосибирской области» (Королева и др., 1973).

В настоящее время ЦСБС — главное ботаническое учреждение Сибири со штатом более 300 сотрудников. Его деятельность направлена на изучение флоры, растительности и растительных ресурсов Сибири, вопросов формообразования, интродукции и акклиматизации растений с целью рационального использования, преобразования и охраны растительного мира.

Биологический институт СО АН СССР наряду с профилирующими зоологическими исследованиями изучает лесное семеноведение (лаборатория Т. П. Некрасовой) и апомиксис у растений (лаборатория Д. Ф. Петрова). В прошлом в нем проводились также лесоводственные исследования Западной Сибири (Г. В. Крылов и др.); сейчас они сосредоточены в Новосибирском отделе находящегося в Красноярске Института леса и древесины СО АН СССР.

Институт леса и древесины имени В. Н. Сукачева был переведен из Москвы в Красноярск в 1958—1959 гг. Под руководством академика А. Б. Жукова он выполнил ряд крупных исследований лесных ресурсов Сибири, направленных на удовлетворение запросов народного хозяйства. Обзор лесоведческих достижений в Сибири может быть темой особого обсуждения. Кроме лесной растительности, Институт исследовал также болотную (под руководством Н. И. Пьявченко) и на основе спорово-пыльцевых

данных расшифровал в первом приближении историю растительного покрова Енисейской Сибири в кайнозое.

Для развития ботанической науки в Сибири важное значение имела организация в Иркутске в 1949 г. Восточно-Сибирского филиала АН СССР. В состав его входил Отдел биологии (вначале — сектор), реорганизованный позже в Восточно-Сибирский биологический институт. За короткий срок М. Г. Попов (1893—1955) составил «Флору Средней Сибири» (тт. 1—2, 1957—1959) и начал детальное обследование флоры котловины оз. Байкал. Ученики М. Г. Попова изучили высокогорную флору Восточного Саяна (Малышев, 1965) и Станового нагорья («Высокогорная флора Станового нагорья», 1972), флору плато Путорана («Флора Путорана», 1976), степную флору Байкальской Сибири (Пешкова, 1972), бриофлору северного побережья Байкала и Алтайско-Саянской горной области (Бардунов, 1961, 1965, 1974). В результате ликвидированы обширные белые пятна на карте флористической изученности Сибири. Наряду с этим опубликованы определители высокогорных растений Южной Сибири (Малышев, 1968) и листостебельных мхов Центральной Сибири (Бардунов, 1969). Итоговое значение имеет находящаяся в печати сводка «Флора Центральной Сибири», составленная коллективом авторов преимущественно на основе материалов Гербария имени М. Г. Попова (около 200 тыс. образцов).

Особый теоретический интерес представляют исследования М. Г. Попова, посвященные происхождению флоры Байкальской Сибири (Попов, 1958, и др.). Работы Л. И. Малышева по исследованию генезиса высокогорных флор Южной Сибири удостоены Президиумом АН СССР в 1972 г. премии имени В. Л. Комарова за 1969—1971 гг.

Геоботанические и экологические исследования были выполнены под руководством Л. И. Номоконова и А. А. Горшковой. Обследована растительность, детально изучены степные пастбищные угодья Забайкалья и экология образующих их растений (Рещиков, 1958, 1961; Горшкова, 1966, 1973; «Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья», 1977), растительность Усть-Ордынского Бурятского национального округа, пойменные луга верхнего течения Лены (Номоконов, 1962). Впервые составлена карта растительности Иркутской обл. («Атлас Иркутской области», 1962).

Реорганизация Восточно-Сибирского биологического института в Сибирский институт физиологии и биохимии растений во главе с Ф. Э. Реймерсом в 1966 г. привела к прекращению лесоводственных и геоботанических исследований. Лаборатория геоботаники была переименована в лабораторию экспериментальной экологии растений, а лаборатория флоры и растительных ресурсов перестала соответствовать профилю учреждения. Это привело к ослаблению позиций общей биологии в Иркутске.

Прекращение геоботанических исследований в Сибирском институте физиологии и биохимии растений отчасти компенсировал Институт географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР, организованный в Иркутске в 1959 г. на базе отдела. Под руководством академика В. Б. Сочавы институт стационарно исследовал структуру и биологическую продуктивность некоторых степеных и таежных геосистем, составил карту растительности юга Восточной Сибири, карту «Растительность Западно-Сибирской равнины» масштаба 1 : 1 500 000 (1976), несколько ботанических карт для «Атласа Забайкалья» (1967).

Часть ботанических исследований Сибири выполнил Лимнологический институт СО АН СССР во главе с членом-корреспондентом АН СССР Г. И. Галазием, созданный в 1961 г. на базе Байкальской лимнологической станции, которая была старейшим академическим учреждением в Сибири и получила свое название в 1931 г. Гидробиологические исследования института включают изучение водорослей водоемов Сибири. По годичным приростам деревьев Г. И. Галазий установил закономерности колебаний уровня воды в Байкале и тектоники берегов. Под руководством И. Н. Бейдеман исследована экология фитоценозов Байкаль-

ской котловины. Л. Н. Тюлина изучила состав и поясность растительности на Байкальском и Баргузинском хребтах. В ее лице мы имеем энергичного сибирского путешественника, исследовавшего растительность Южного Урала (г. Иремель и Ильменский заповедник), юго-восточного Алтая, бассейна Хатанги, оз. Байкал, бассейна Олекмы, Станового хребта (низовья рек Юдома, Мая и Учур в юго-восточной Якутии), западного побережья Камчатки, бассейна р. Анадырь на Чукотке.

Местные ученые из институтов АН СССР много сделали за последние десятилетия также по изучению растительных ресурсов Якутии. Это особенно впечатляет, если принять во внимание обширность территории Якутской АССР (3 103 200 км^2); в большинстве ее районов можно попасть лишь с помощью авиации. Еще в 1947 г. была создана Якутская научно-исследовательская база АН СССР, преобразованная в 1949 г. в Якутский филиал АН СССР. В его работе первоначально преобладали биологические, особенно ботанические исследования. В 1952 г. в Якутском филиале был организован Институт биологии. В состав его входит Ботанический сад, расположенный на площади 624 га. Директор Института И. П. Щербаков вместе с сотрудниками обследовал лесные ресурсы Якутии. Геоботаниками во главе с В. А. Шелудяковой, а затем В. Н. Андреевым изучены луга Якутии, тебеневочные и оленьи пастбища («Луга Якутии», 1975, и др.). Итог флористическому обследованию подводят «Конспект флоры Якутии» М. Н. Караваева (1958) и коллективная работа «Определитель высших растений Якутии» (1974). Исследованы также водные и почвенные водоросли Якутии. Важная в прикладном отношении работа проведена Ботаническим садом по изучению возможностей озеленения населенных пунктов в условиях многолетней мерзлоты грунта, континентального климата и короткого сезона вегетации.

Главный итог ботанических исследований в Сибири за 60 триумфальных лет советской власти — активное превращение растительного мира в производительную силу общества. Особенно много достигнуто в исследованиях естественных сенокосов и пастбищ, лесных ресурсов и в области геоботанического картирования. Произведена инвентаризация и составлены флористические сводки или определители растений для Якутии, Западной и Центральной Сибири, начаты планомерные исследования флоры Енисейской Сибири, включая Туву. Флористические данные являются, как известно, научной базой освоения растительных ресурсов и разработки мероприятий по их охране.

Теоретическое, а в ряде случаев и опосредствованное практическое значение имеют разработанные в советское время схемы ботанико-географического районирования Сибири и выявленные закономерности растительного покрова, исследования по истории формирования флоры и растительности Сибири.

Чрезвычайно важную работу по интродукции растений и разработке научных основ озеленения населенных пунктов провели ботанические сады Сибири. Значение их деятельности усиливается тем, что Сибирь долго оставалась малонаселенным, поэтому слабо освоенным краем.

В дореволюционное время в Сибири был только один ботанический сад, заложенный при Томском университете в 1885 г.; он до сих пор называется Сибирским ботаническим садом. За годы советской власти в Сибири основан ряд других ботанических садов и арборетумов: Ботанический сад Омского сельскохозяйственного института (1927 г.), Ботанический сад Иркутского государственного университета (1939 г.), Дендрологический сад и коллекционный участок травянистых многолетников Новосибирской плодово-ягодной станции в г. Бердске близ Новосибирска (1947—1952 гг.), Дендрологический сад Научно-исследовательского института садоводства Сибири в г. Барнауле (1950 г.), Дендрарий ботанического лесничества Новосибирского лесхоза (1953 г.), Дендрологический сад Новосибирского сельскохозяйственного института (1955 г.), Ботанический сад Института биологии Якутского филиала АН СССР (1962 г.), экспозиции Цент-

рального сибирского ботанического сада СО АН СССР на его новой территории в Академгородке Новосибирска (1964—1968 гг.).

В сплочении усилий ботаников и организации исследований в Сибири важное значение имела в послевоенный период деятельность головных ботанических учреждений Советского Союза: Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде и Главного ботанического сада АН СССР в Москве, созданных при них координационных советов соответственно по проблемам ботаники и по интродукции и акклиматизации растений, а также Всесоюзного ботанического общества, организовавшего свои отделения в Томске (1918 г.), Новосибирске (1948 г.), Иркутске (1957 г.) и других городах Сибири.

Весьма большая роль в изучении природных ресурсов Сибири и в общетеоретических исследованиях принадлежит Сибирскому отделению АН СССР, организованному на основе объединения местных филиалов Академии наук. 18 мая 1977 г. исполнилось 20 лет со дня основания Сибирского отделения АН СССР. Его по праву называют детищем Октябрьской революции. Девизом Сибирского отделения могут быть пророческие слова отца русской науки М. В. Ломоносова (1952, с. 498): «Российское могущество прирастать будет Сибирью и Северным океаном и достигнет до главных поселений европейских в Азии и Америке».

Собранный фактический материал по растительному покрову Сибири позволяет в ряде случаев приступить к его критическому обобщению, не прекращая полевых исследований мало изученных и особо интересных в теоретическом или хозяйственном отношении районов. К настоящему времени недостаточно изучены северная полоса Сибири, Средне-Сибирское плоскогорье и нагорья Якутии. Все еще слишком скудны сведения о низших растениях.

На наш взгляд, целесообразно приступить в следующей пятилетке к составлению «Флоры Сибири» объединенными усилиями ботаников из учреждений Сибири и европейской части СССР. Такое обобщение материалов было начато накануне первой мировой войны в виде «Флоры Азиатской России» (вып. 1—20, 1913—1920) и «Флоры Сибири и Дальнего Востока» (вып. 1—6, 1913—1931), но оказалось преждевременным.

В области теоретической флористики желательно продолжить исследования по генезису высокогорных флор Сибири, выявлению роли полиплоидии, гибридизационных процессов и апомиксиса во флорогенезе, проанализировать неморальные, степные и ледниковые реликты во флоре в связи с расшифровкой истории растительного покрова Сибири, выявить зональные и провинциальные особенности сибирской флоры.

В области геоботаники желательно приступить к составлению монографических сводок, посвященных отдельным типам и формациям растительности, прежде всего — к обобщению материалов по степям Сибири, затем по болотам, пойменным и суходольным лугам, черневой тайге. Силами Института географии Сибири и Дальнего Востока при участии ЦСБС возможно составление «Карты растительности Азиатской России» масштаба 1 : 2 500 000. Ее создание позволит в свою очередь усовершенствовать схему геоботанического районирования Сибири. Главное препятствие в этом большом мероприятии — недостаток картографических данных по растительности северо-восточной части Азии.

С учетом того, что высокогорья занимают в Сибири большую площадь и до сих пор весьма слабо освоены в хозяйственном отношении, настоятельно необходимо организовать в будущем стационарные эколого-фитоценотические исследования верхней границы леса, горно-тундровой и альпийско-луговой растительности.

Для развития исследований по интродукции растений желательно расширить в Сибири сеть ботанических садов и арборетумов. Первоочередная задача — создание арборетума в Красноярске как центре лесоводственных исследований. Чрезвычайно важно, чтобы деятельность ботанических садов не ограничивалась интродукцией растений на собственных участках, а влияла на озеленение крупных промышленных ком-

плексов, какими в Сибири являются Кузбасс, Тюменский газо-нефтеносный район, Норильский металлургический комбинат, районы освоения строящейся Байкало-Амурской железнодорожной магистрали. Наряду с этим интродукционная работа должна быть тесно связана с исследованием ресурсов полезных дикорастущих растений Сибири.

Эффективность научной работы в большей мере зависит от применяемых методов исследования. По существу об уровне развития науки можно судить по тем методам, которые она использует. Бурное развитие науки в современную эпоху сопряжено со значительным обогащением арсенала методов исследования. В частности, оказалось перспективным в общей биологии широкое использование приемов статистики. В свою очередь это предполагает автоматизацию части исследовательского процесса на основе применения электронной техники.

В ЦСБС уже начата программа по автоматической биодиагностике. Имеется в виду составление в оптимальных вариантах таблиц для определения растений с помощью ЭВМ, в последующем — непосредственное определение растений на основе «диалога» с компьютером. В будущей пятилетке предполагается организовать в ЦСБС электронную службу флоры. При изучении особенностей и генезиса высокогорных флор Сибири были развиты и использованы методы количественного анализа. Они позволили избежать умозрительности при реконструкции эволюции растительного покрова в плейстоцене и выявить тенденции во флорогенезе. Представляется перспективным усиление исследований по биосистематике, направленных на выявление роли полиплоидии, естественной гибридизации и апомиксиса в становлении флор в связи с физико-географическими условиями.

С учетом обширности территории и трудной доступности районов Сибири в геоботанике большую роль должны сыграть методы дистанционной индикации признаков растительного покрова путем автоматического дешифрирования фотоснимков, полученных из космоса с применением различных фильтров. В этом отношении достигнуты большие успехи в Институте леса и древесины под руководством члена-корреспондента АН СССР А. С. Исаева. Институт географии Сибири и Дальнего Востока успешно разрабатывает метод анализа типологических карт с помощью компьютеров для составления схем геоботанического районирования повышенной объективности и точности (Ильина, Кобелева, 1976).

При интродукции растений плодотворным может быть углубленное экологическое изучение растений и искусственное воздействие на генетический аппарат. С учетом этого в ЦСБС в 1977 г. организованы лаборатория генетических основ интродукции растений и лаборатория экологии и фитоценологии. Наряду с этим в условиях Сибири особо перспективным является изучение физиологии устойчивости растений к высоким и низким температурам, заморозкам и короткому сезону вегетации. Хорошо поставленный интродукционный процесс предполагает комплексное изучение растений в природной обстановке и в условиях культуры на основе кооперации специалистов различного профиля.

Общая задача ботаников на текущую и последующие пятилетки — углубить изучение Сибири на основе привлечения усовершенствованных методов исследования, принимая во внимание усиление роли растительного мира как производительной силы общества, расширить фронт исследовательских работ по интродукции и акклиматизации растений при одновременном повышении внимания к вопросам охраны и воспроизводства растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1975). 1—7. — Атлас Забайкалья. (1967). — Атлас Иркутской области. (1962). — Бардунов Л. В. (1961). Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. — Бардунов Л. В. (1965). Листостебельные мхи Восточного Саяна. — Бардунов Л. В. (1969).

Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. — Бардунов Л. В. (1974). Листостебельные мхи Алтая и Саян. — Воробьева Т. А. (1964). Растительность и растительные ресурсы Западной Сибири. Библиография, 1909—1962 гг. — Воробьева Т. А., Т. Д. Груздева. (1974). Интродукция и акклиматизация растений в Сибири и на Дальнем Востоке. Указатель литературы, конец XVIII в. — 1972 г. — Воробьева Т. А., Т. П. Пеньковская. (1975). Растительные ресурсы Сибири и Дальнего Востока. Кумуляция текущей литературы, 1963—1967 гг. — Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). — Геоботаническая карта СССР. (1954). (М. 1 : 4 000 000). — Геоботаническое районирование СССР. (1947). — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Горшкова А. А. (1973). Пастбища Забайкалья. — Ильина И. С., Н. В. Кобелева. (1976). Опыт количественного анализа геоботанических карт с целью районирования. Бот. ж., 61, 10. — Караваев М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. — Комаров В. Л. (1922). Краткий очерк растительности Сибири. — Комаров В. Л. (1924). Растительность Сибири. — Королева А. С., И. М. Красноборов, Е. Ф. Пеньковская. (1973). Определитель растений Новосибирской области. — Коропачинский И. Ю. (1975). Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. — Красноборов И. М. (1976). Высокогорная флора Западного Саяна. — Крылов Г. В., Н. Г. Салатова. (1969). История ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке. — Крылов П. Н. (1901—1914). Флора Алтая и Томской губернии, 1—7. — Крылов П. Н. (1919). Очерк растительности Сибири. Стат.-эконом. бюлл., 17. — Крылов П. Н. (1925). К вопросу о фитогеографическом районировании. — Крылов П. Н. (1927—1949, 1961, 1964). Флора Западной Сибири, 1—11, 12 (1, 2). — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — Куминова А. В. (1971). Четверть века работы лаборатории геоботаники. В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск. — Куминова А. В. (1976). Растительный мир Сибири (направления и задачи исследования). В кн.: Природные ресурсы Сибири. Новосибирск. — Куминова А. В., К. А. Соболевская. (1962). Растительный мир Сибири как производительная сила и перспективы его освоения. Изв. СО АН СССР, сер. биол. н., 10. — Липшиц С. Ю. (1975). Литературные источники по флоре СССР. — Ломоносов М. В. (1952). Полн. собр. соч., 6. — Луга Якутии. (1975). — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Малышев Л. И. (1968). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. — Номоконов Л. И. (1962). Пойменные луга верхнего течения Лены. — Определитель высших растений Якутии. (1974). — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — Попов М. Г. (1957, 1959). Флора Средней Сибири, 1—2. — Попов М. Г. (1958). Флора Байкальской Сибири и ее происхождение. Избр. соч. — Попова Т. Г. (1966). Эвгленовые водоросли, 1. (Флора споровых растений СССР, т. 8). — Попова Т. Г. (1968). Итоги изучения низших растений в Западной Сибири. В кн.: Развитие биологической науки за 50 лет. Новосибирск. — Попова Т. Г., Т. А. Сафонова. (1976). Эвгленовые водоросли, 2. (Флора споровых растений СССР, т. 9). — Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области. (1974). — Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта М. 1 : 1 500 000. (1976). — Растительный мир Сибири и Дальнего Востока. (1963—1977). Текущий указатель литературы, издаваемой с 1963 г. [до 1974 г. — под названием: Растительные ресурсы Сибири и Дальнего Востока]. — Растительный покров СССР, (1956). 1—2. — Растительный покров Хакасии. (1976). — Ревердатто В. В. (1931). Растительность Сибири. — Ревердатто В. В. (1965). Плейстоценовые ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. н., 4, 1. — Ревердатто В. В., Л. П. Сергиевская. (1937). Конспект приенисейской флоры, 1. — Рещиков М. А. (1958). Краткий очерк растительности Бурят-Монгольской АССР. — Рещиков М. А. (1961). Степи Западного Забайкалья. — Сергиевская Л. П. (1961). Гербарий имени П. Н. Крылова при Томском государственном университете имени В. В. Куйбышева. — Сергиевская Л. П. (1966—1972). Флора Забайкалья, 1—4. — Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы. — Соболевская К. А. (1971). Четверть века Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР. В кн.: Растительные богатства Сибири. Новосибирск. — Флора Азиатской России. (1913—1920). 1—20. — Флора Забайкалья. (1929—1975). 1—7. — Флора Красноярского края. (1960—1976). 2—4, 5 (1—4), 6, 9. — Флора Путорана. (1976). — Флора Сибири и Дальнего Востока. (1913—1931). 1—6. — Флора СССР. (1934—1964). 1—30. — Цицин Н. В. (1974). Ботанические сады СССР. — Черепнин Л. М. (1957—1967.) Флора южной части Красноярского края, 1—6. — Черепнин Л. М. (1954). История исследований растительного покрова южной части Красноярского края. Уч. зап. Красноярск. гос. пед. инст., 3, 1. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. — Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. (1977).

Центральный сибирский ботанический
сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 12 XII 1977.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (038)

М. Э. Кирпичников, Н. Н. Забинкова. Русско-латинский словарь для ботаников. Филол. ред. Я. М. Боровского. «Наука». Л., 856 с., 1977

I. T. VASILCHENKO. *M. E. KIRPICZNIKOV, N. N. ZABINKOVA.* LEXICON ROSSICO-LATINUM IN USUM BOTANICORUM

Латинский язык и в наше время остается основным международным языком для ботаников всего земного шара. Этому способствует ряд обстоятельств. Во-первых, согласно существующим правилам ботанической номенклатуры, все описания новых таксонов должны быть опубликованы на латинском языке — только при этом условии они получают законное право на признание. Кроме того, многие авторы в своих критических обзорах тех или иных групп растений дают (или дублируют) ключи для определения входящих в эти группы таксонов на латинском языке. А некоторые предпочитают даже издавать целые монографии, как, например, монография Г. Ширяева (1928—1935) о *Trigonella*, или даже многотомные флоры (Rechinger. Flora Iranica), на латинском языке. Как известно, старые ботанические сочинения написаны и изданы в основном на латинском языке. Все это требует от ботаников (и не только систематиков!) знания этого языка. К сожалению, латинский язык почти не преподается у нас ни в средних школах, ни в высших учебных заведениях (даже на факультетах биологического профиля). Отсюда острая нужда в подсобных справочных руководствах, облегчающих ботанику чтение и составление латинских текстов. В 1957 г. был опубликован «Латинско-русский словарь для ботаников» Н. Н. Забинковой и М. Э. Кирпичникова, что во многом облегчило труд ботаников по переводу латинских текстов. Но еще более нужным являлся русско-латинский словарь, который приобрел бы в наше время особую важность ввиду значительного усиления интереса к русской ботанической литературе со стороны зарубежных ботаников. На руках у советских ботаников до последнего времени был лишь русско-латинский ботанический словарь Л. А. Уткина (1961). Этот небольшой словарь был во многих отношениях неудовлетворительным и не снял необходимости издания капитального русско-латинского словаря. Эта задача была решена М. Э. Кирпичниковым и Н. Н. Забинковой после более чем 15-летнего упорного труда над составлением рукописи словаря, в основу которого была положена картотека, содержащая 220 000 карточек, и который охватил около 15 000 заглавных слов (статей) при общем объеме 77 учетно-издательских листов. Авторы «Словаря» уделили большое внимание вопросу о так называемых терминах гибридного происхождения, образованных путем сочетания латинских и греческих слов, как, например, «альгология» (от лат. — algo — водоросль и греч. logos — учение) или «дендрофлора» (от лат. flora — флора и греч. dendron — дерево). Подобных слов, прочно вошедших в русскую научную литературу и в разговорный язык, имеется много (например, авианосец, автодорожный, кинолента, автокар и т. д.), «отменять» их по причине гибридного происхождения, конечно, было бы совершенно нерационально и нереально — эта установка авторов «Словаря» разделяется и специалистами-«словарниками» русского языка. Авторы скромно считают, что их «Словарь» преследует цель «собрать воедино

основной словарный запас, необходимый ботанику для составления полноценного диагноза» (с. 6). Фактически, однако, значение «Словаря» далеко выходит за рамки составления диагнозов. Здесь мы находим массу терминов биологического характера, прекрасно поданы многие экологические термины, геоморфологические, минералогические, биохимические и др. В качестве примера приведем данные по слову «почва». Помимо прямого перевода этого слова на латинский язык, даны переводы (с русского языка на латинский) обозначений 88 различных типов почв. Для слова «кислота» мы находим, кроме прямого перевода слова, еще переводы 35 названий конкретных кислот (преимущественно органических). Подобных примеров можно было бы привести очень много. Важно обратить внимание, что М. Э. Кирпичников и Н. Н. Забинкова не ограничились только переводом того или иного термина (и его производных) на латинский язык, но во многих случаях дали эти термины во фразеологических контекстах, часто взятых из трудов ботаников — классиков латинского языка (как, например, Буасье, Бунге, Максимович и др.).

«Словарь» М. Э. Кирпичникова и Н. Н. Забинковой является настольной книгой для ботаников широкого профиля, и притом для ботаников всех возрастов и квалификаций. Этому способствует также и удобный для пользования формат книги, хорошие бумага и переплет, прекрасно подобранные шрифты и авторитетная редакция книги. «Словарь» этот будет «жить» многие десятилетия, а между тем тираж его (15 500), очевидно, быстро будет исчерпан; следовало бы издать «Словарь» бóльшим тиражом. Остается также пожалеть, что по причине технического порядка (большой объем) в «Словарь» не вошли весьма ценные приложения: 1) русско-латинский словарь географических названий и 2) наименование растительных группировок. Крайне желательно скорейшее опубликование этих приложений. Мы благодарны авторам за большой труд, который они вложили в составление «Русско-латинского словаря для ботаников» и который высоко расценивается как советскими, так и зарубежными ботаниками (см. Приложение).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Выдержки из писем некоторых зарубежных ботаников о книге М. Э. Кирпичников, Н. Н. Забинкова. «Русско-латинский словарь для ботаников».

Fand ich bei der Rückkehr aus Genf zu meiner grössten Freude das versprochene russisch-lateinische Wörterbuch. Es ist für meine Arbeit von grösster Wichtigkeit. (Из письма проф. К. Х. Рехингера, Вена, 19 XII 1977).

Thank you very much for sending the Russian-latin glossary of botanical terms. It is most valuable for our work and we are very glad to have it. (Из письма д-ра Гарольда Ридла, заведующего Ботаническим отделением Венского естественно-исторического музея, 2 VII 1977).

I have received your gift of the new Russian-Latin botanical dictionary. . . I am very glad to have it and I use it frequently. (Из письма д-ра Артура Кронквиста, старшего ботаника Нью-Йоркского ботанического сада США, 8 IX 1977).

И. Т. Васильченко

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 V 1978

УДК 019.941 : 0 02.01 : 581.331.2+581.162.1 (084.4)

S. Nilsson, I. Praglowski, L. Nilsson. Atlas of airborne pollen grains and spores in northern Europe. Stockholm, Natur och Kultur 1977, 159 pages, 74 distribution maps. (**С. Нильсон, Ж. Прагловский, Л. Нильсон.** Атлас носящихся в воздухе пыльцы и спор в Северной Европе, 1977)

L. A. KUPRIANOVA. (A REVIEW)

«Атлас» представляет собой книгу небольшого формата, современно и с большим вкусом оформленную.

Известно, что пыльца и споры в весенние и летние месяцы находятся в атмосфере и переносятся воздушными течениями на различные расстояния. Некоторые свойства пыльцы и спор вызывают аллергические заболевания.

Морфологические особенности пыльцы и спор являются надежными диагностическими признаками, позволяющими установить принадлежность их к определенным родам и видам растений. «Атлас» поможет исследователям, работающим в области аллергологии, пчеловодства, изучающим физику атмосферы и др., а также привлечет внимание людей, интересующихся ботаникой.

В «Атласе» описаны пыльца обычных для севера Западной Европы ветроопыляемых растений — покрытосемянных, голосемянных — и споры папоротникообразных. Небольшое предисловие вводит в курс исследований по аэропалинологии, в нем также выражается благодарность всем содействовавшим созданию книги коллегам и организациям, оказавшим финансовую помощь. Всего в «Атласе» описана пыльца и споры 74 видов. Здесь же помещены микрофотографии не ацетолизированной, а так называемой живой пыльцы, при увеличении в 1000 раз. Кроме того, каждый вид снабжен сканирующей электронной микрографией и трансмиссионной электронной микрографией, снятыми при увеличении до 30 000 раз. Все микрофотографии сопровождаются объяснительным текстом. Описания видов снабжены картами распространения, указан период их цветения. Карты заимствованы из работы Хультена (E. Hultén, 1971). Принятая в «Атласе» номенклатура таксонов соответствует недавно изданной флоре Скандинавии (J. Lid. «Norsk og Swensk Flora», 1974). Приведен список 99 морфологических терминов, использованных при описании пыльцы и спор. Указатель названий растений дан на латинском, английском, датском, финском, норвежском и шведском языках.

Авторы «Атласа» — известные шведские палинологи, имеющие ряд работ в области изучения морфологических структур пыльцевых зерен. Иллюстрации «Атласа» производят прекрасное впечатление. Они настолько хорошо выполнены и воспроизведены, что ставят «Атлас» в ряд лучших современных изданий подобного типа.

Л. А. Куприянова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 28 III 1978.

УДК 019.941.002.01 : 632.937.2

Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). Под ред. А. А. Уранова и Т. И. Серебряковой. М., «Наука», 1976, 217 с., 31 табл., 32 илл., библ.: 201—215. **Ценопопуляции растений. (Развитие и взаимоотношения).** Под ред. Т. И. Серебряковой. М., «Наука», 1977, 133 с., 24 табл., 32 илл., библ.: 125—133

I. V. BORISSOVA, V. I. VASILEVICH, T. A. POPOVA. (A REVIEW). COENOPOPULATIONS OF PLANTS. (GENERAL CONCEPTIONS AND THE STRUCTURE). 1976. COENOPOPULATIONS OF PLANTS. (DEVELOPMENT AND RELATIONS). 1977

Сотрудники проблемной биологической лаборатории при Московском педагогическом институте им. В. И. Ленина (МГПИ) под руководством ныне покойного профессора А. А. Уранова развивали и сейчас продолжают развивать очень важное в фитоценологии направление — всестороннее изучение структуры ценопопуляций. После трех тематических сборников, изданных в 1967, 1968 и 1974 гг., вышла из печати коллективная монография, состоящая из двух книг. Авторами ее являются

в основном сотрудники лаборатории и кафедры ботаники МГПИ: А. Г. Богданова, Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, Н. М. Григорьева, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, Е. И. Курченко, А. Р. Матвеев, Н. Ф. Михайлова, Т. Д. Михайлова, Е. А. Просвирнина, О. В. Смирнова, Н. С. Сугоркина, Н. А. Торопова, А. А. Уранов, Л. Д. Фаликов, А. Н. Чебураева, Н. И. Шорина.

В этой монографии подведены итоги десятилетних исследований коллектива и изложены основы теории ценопопуляций, разрабатываемой школой А. А. Уранова.

Первая книга посвящена изучению возрастной структуры ценопопуляций. Здесь же обсуждаются все основные понятия. Во второй книге рассмотрены вопросы пространственно-временной организации ценопопуляций и взаимоотношения их в фитоценозах.

Следует отметить как весьма положительную сторону работы строго продуманный, четкий и логичный план изложения материала. Очень насыщенным является «Введение» к первой книге, где, кроме общих положений, касающихся объекта изучения, излагается методика наблюдений и дается определение основных понятий. Лаконично и четко сформулированы такие понятия, как «ценопопуляция», «большой жизненный цикл», «возрастное состояние особи», «возрастной спектр», «ценопопуляционный поток» и др., и в некоторых случаях показано их отличие от других близких терминов (например, «ценопопуляций» от «конкретной популяции» и от «экологической популяции» и т. п.). Дано более определенное развернутое толкование трех типов ценопопуляций (инвазионных, нормальных и регрессивных), предложенных ранее Т. А. Работновым (1950), и их классификация. Так, нормальные ценопопуляции подразделяются авторами на «полночленные» и «неполночленные», причем указаны и возможные причины неполночленности. К неполночленным нормальным авторы относят, в частности, ценопопуляции монокарпических растений. Однако монокарпики свой жизненный цикл проходят полностью, хотя специфика их биоморфы такова, что он заканчивается в самом начале генеративного периода. Видимо, лучше в этом случае говорить об укороченных полночленных ценопопуляциях, чтобы отделить их от действительно неполночленных из-за влияния неблагоприятных экзогенных и эндогенных факторов. Так, возможны случаи, когда однолетние монокарпики (в аридных условиях в годы с внезапно наступившей летней засухой) будут иметь действительно неполночленные ценопопуляции, так как особи их не зацветают. Авторы предлагают новый вариант классификации регрессивных ценопопуляций, намечают различные направления изменчивости ценопопуляций. Нет возможности перечислить все вопросы, затронутые во «Введении». Следует подчеркнуть, что написано оно очень хорошо.

Глава I первой книги посвящена рассмотрению морфобиологического разнообразия особей в отношении их возрастного состава, жизненности и других признаков. Авторы разъясняют преимущество определения биологического (относительного или условного) возраста особей для биогеоценологических исследований по сравнению с календарным (абсолютным). Это, по нашему мнению, не вызывает сомнения, однако по возможности, особенно для сравнения длительности отдельных возрастных периодов, скорости онтогенеза и др., у разных видов относительный возраст интересно сопоставить с абсолютным. Авторы используют классификацию возрастных состояний, разработанную ранее Работновым (1950), дополнив и несколько видоизменив ее. Подробно охарактеризованы качественные признаки возрастных состояний особей, показаны различные примеры количественной оценки возрастных состояний у растений, относящихся к разным биоморфам.

Заслуживает серьезного внимания попытка создания оригинальной классификации жизненных форм растений на совершенно иных, по сравнению с прошлыми, принципах с использованием такого динамического показателя, как особенности хода онтогенеза. Эта классификация постро-

ена на учете трех основных групп признаков: 1) характера размещения отдельных структурных элементов в пределах особи и изменения этого показателя в онтогенезе; 2) наличия или отсутствия морфологической дезинтеграции у особей; 3) последовательности фаз морфогенеза как суммарной характеристики изменений структуры особи в ходе онтогенеза. Выделены пока три категории единиц: типы, группы и подгруппы биоморф. Исходя из прежних представлений непривычным является соседство в одном «типе» дуба и клевера, ели и порезника и т. д. Однако мы считаем перспективной дальнейшую разработку этой классификации жизненных форм, так как она учитывает все изменения в ходе онтогенетического развития растений.

В этой главе рассматривается еще один важный показатель — жизненность особей. Критически оценивая различные признаки выявления жизненности особей, используемые ранее, авторы предлагают свои показатели. В выборе признаков для оценки жизненности особей, по нашему мнению, не следует забывать об абсолютном возрасте растений. В одном возрастном состоянии могут быть и 10- и 20-летние особи *Stipa lessingiana*. Количественные показатели у них будут несколько иные, но это не говорит об их разной жизненности. А если уж считать, что жизненность их будет разная, то тогда не только экотоп и генетические причины, но часто и разный абсолютный возраст особей приводят к разнообразию особей одного возрастного этапа по жизненности.

Интересные данные сообщаются о полиморфности ценопопуляций по различным биолого-морфологическим признакам.

Таким образом, отрадно видеть, что авторы от простого учета численности и возрастного состава перешли к типизации больших жизненных циклов. Впервые она была проведена Т. И. Серебряковой (1971) в основном для злаков, а в данной работе предпринята дальнейшая разработка этого вопроса, что позволило построить классификацию биоморф на ее основе.

Глава II посвящена разбору основных признаков ценопопуляций растений: численности, возрастной структуры и жизненности. Большое внимание уделено рассмотрению объема счетной единицы. Вполне оправдано выделение двух типов счетных единиц: морфологических (особь) и фитоценотических (особь, парциальный куст, побег) для особей семенного и вегетативного происхождения. В связи с этим обсуждается вопрос о вегетативном размножении и партикуляции. Выделены три типа вегетативного размножения в зависимости от времени наступления партикуляции в онтогенезе растения. Может быть, и логичнее любую партикуляцию называть вегетативным размножением, но не является неправильным и другое понимание этих явлений: при глубоком омоложении происходит вегетативное размножение, а при неглубоком — партикуляция.

Очень интересна идея о базовых возрастных спектрах нормальных ценопопуляций, которую развивают авторы. Для воплощения ее, по нашему мнению, нужен более солидный материал, чем тот, который был использован (см. также в гл. III). Интересна и попытка создания модели возрастных спектров.

В этой же главе рассматриваются жизненность ценопопуляций и методы ее определения. И снова наблюдается недооценка определения абсолютного возраста растений. Кроме того, по-видимому, «жизненность» и «устойчивость» — разные понятия, хотя они как-то связаны друг с другом. Жизненность подвержена погодичной изменчивости, а устойчивость — это приспособленность к жизни в данных условиях, т. е. совершенно другая характеристика растения.

В целом эта глава также написана хорошо.

Самой большой по объему является глава III. Она содержит огромный фактический материал по изучению возрастной структуры ценопопуляций различных жизненных форм растений, накопленный за 10 лет сотрудниками проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ под руководством Уранова. Однако это не просто собранная воедино вся продукция лаборатории, а умело сгруппированное, обоб-

щенное целостное исследование коллектива авторов, опирающихся как на собственные материалы, так и на литературные данные.

Глава состоит из четырех разделов, в каждом из которых рассмотрены те биологические особенности той или иной биоморфы (раздел 7 — плотнодерновинные злаки, раздел 8 — рыхлокустовые злаки, раздел 9 — длиннокорневищные виды и раздел 10 — клубневые, луковичные и клубнелуковичные растения), определяющие характер возрастного спектра, тип базового спектра. Показана также зависимость характера спектров ценопопуляций биоморфы от географических, экологических и фитоценотических условий.

В конце каждого раздела даются сжатые и четкие выводы, определяется преобладающий тип ценопопуляции, тип (или типы) базового спектра видов рассмотренной жизненной формы.

Однако, как уже указывалось выше, нам кажется преждевременным на имеющемся материале определять базовые спектры. Так, в разделе 7 характер возрастных спектров ковылка и типчака в Центральном Казахстане, приводимых по данным И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1972), не соответствует базовым спектрам ценопопуляций этих растений слабовыпасаемых и заповедных сообществ других районов. Это заставило авторов рецензируемой монографии предположить, что растения изучались на выпасаемых ранее участках, что не соответствует действительности. Участки расположены на землях, где слабая нарушенность травостоя возможна лишь за счет деятельности грызунов и диких копытных. Правильнее, как в некоторых случаях в монографии и сделано, говорить о разнообразии базовых спектров в разных условиях.

В заключение главы авторы обсуждают проблемы возрастной структуры ценопопуляций различных жизненных форм растений, говорят о необходимости накопления материала для классификации видов по типам базовых спектров, что нам также представляется интересным и перспективным.

Вторая книга монографии «Ценопопуляции растений» посвящена рассмотрению вопросов их развития и взаимоотношений.

В главе I «Основные черты пространственно-временнóй организации ценопопуляций», разделе 1 «Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций», написанном Урановым, структура фитоценоза определяется как исчисление и взаиморазмещение частей. Такое понимание структуры делает ее чисто морфологическим понятием, синонимом строения. Оно приложимо к фитоценозу лишь в том случае, если мы будем считать его только контуром, характеризующимся пространственной однородностью, определенным чередованием элементов мозаики и т. п. Но когда рассматривается система растений, связанных материальными взаимодействиями, они должны включаться в понятие структуры.

В этом разделе предлагается новый вариант оценки возрастности популяции как средневзвешенной возрастности входящих в нее особей. Такие индексы очень полезны для сравнения разных ценопопуляций и для наблюдения за их изменением во времени. Уранов использует для этого логистическую функцию, что кажется нам неоправданным усложнением. Действительно, эта функция часто достаточно удовлетворительно описывает рост особей, но ее использование для этих целей оправдано лишь в том случае, когда все классы возрастных состояний имеют равную протяженность по шкале времени. Авторы же данной монографии подчеркивают несоответствие возрастных состояний классам возраста и даже считают это определенным достоинством первых. По-видимому, можно было ограничиться более простой шкалой для оценки возрастности ценопопуляции.

Уранов развивает гипотезу о волнообразности процессов пространственно-временнóй динамики ценопопуляции. Безусловно, это очень интересная и перспективная гипотеза; она находит подтверждение в материалах, приведенных в следующих разделах монографии. Но, очевидно,

разные типы ценопопуляций ведут себя в этом плане совершенно по-разному. Четко выраженные волны возрастности наблюдаются у эксплерентов, в то время как для виолентов характерна высокая стабильность возрастности во времени.

В следующем разделе главы I этой монографии рассматриваются особенности пространственной структуры ценопопуляций ряда видов растений. Этот раздел написан Григорьевой, Заугольновой и Смирновой. Авторы без достаточной мотивировки отвергают все статистические приемы изучения размещения особей и решают ограничиться лишь глазомерным выделением скоплений. Вряд ли это самый рациональный путь. Ведь возможны большие чисто случайные колебания численности ценопопуляций, а статистика все же дает возможность убедиться, насколько реальны эти скопления. Авторы строят возрастные спектры для отдельных скоплений, но часто в них входит слишком мало особей (см., например, табл. 1). В таком случае неудивительно, что различные скопления не идентичны по возрастным спектрам. Малые выборки даже из одной совокупности не могут быть одинаковы из-за значительных выборочных ошибок.

В главе II рассматриваются взаимоотношения популяций методом сопряженностей, разработанным Урановым. Прежде всего нужно сказать, что кривые сопряженностей (регрессии обилия одного вида на обилие другого) могут быть результатом целого ряда факторов: 1) воздействия особей одного вида на другой; 2) неоднородности среды сообщества, в связи с чем меняется обилие видов; 3) пространственного исключения. Разграничить действие этих факторов весьма сложно, а поэтому трактовать кривые сопряженностей нужно весьма осторожно. Нельзя все их приписывать лишь взаимовлиянию ценопопуляций.

Авторы монографии предлагают метод построения линии сопряженности вида с группой видов, что заслуживает самого пристального внимания, независимо от того, чем вызываются сопряженности. Определяется изменение обилия вида от суммы обилий группы видов. При этом суммируются доли x_i/x_{0i}, где x_{0i} — среднее количество действующего вида, которое было бы в ценозе, если бы отсутствовал подчиненный вид. Этот метод не идеален, так как кривые сопряженности вида с группой и с отдельными видами не совсем сопоставимы. Для пары видов использовалась арифметическая шкала обилия, а в случае группы видов — геометрическая (доли). Кроме того, вид с малым значением x_{0i} дает больший вклад в суммарное обилие группы, а это, по-видимому, далеко не всегда правильно отражает его роль в определении множественной сопряженности. Тем не менее метод очень интересен и заслуживает дальнейшей разработки.

И все-таки нужно проверять существенность зависимостей (отличие коэффициентов a и c от нуля). Многие кривые явно недостоверны, а следовательно, не нужно и искать для них какое-то объяснение.

Изучению фитогенных полей *Festuca beckeri* и *Stipa pennata* посвящен раздел, написанный Н. Ф. Михайловой, а данные о фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* приведены в разделе, написанном Жуковой и Богдановой. О причинах, которые вызывают изменение жизненности и обилия видов в пределах фитогенного поля, можно спорить, но ценность сведений о размерах и напряженности фитогенных полей несомненна.

В качестве общего заключения к двум книгам рассмотрены «Задачи и перспективы ценопопуляционных исследований», где в очень сжатой форме показаны основные достижения в развитии теории ценопопуляций и сформулированы проблемы дальнейшего их изучения.

Монография в целом является итогом очень глубокого и серьезного изучения структуры ценопопуляций растений различных жизненных форм, в ней впервые изложены теоретические основы учения о ценопопуляциях.

Авторы показали перспективность этого направления в исследовании закономерностей сложения фитоценозов. Отмеченные в рецензии спорные вопросы не умаляют высокой оценки работы.

В заключение пожелаем всему коллективу авторов дальнейшей плодотворной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова И. В., Т. А. Попова. (1972). Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана. Бот. ж., 57, 7. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 6. — Серебрякова Т. И. (1971). Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 1.

И. В. Борисова, В. И. Василевич, Т. А. Попова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1978.



УДК 019.941.002.01 : 581.55 : 633.2.03

Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов. Ред. В. Д. Лопатин. Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1977 167 с., 1 р. 69 к.

B. M. MIRKIN. (A REVIEW). REGULARITIES OF MEADOW BIOGEOCOENOSIS DEVELOPMENT AND RELATIONS. 1977

Перерастание фитоценологии в биогеоценологию (или экологию в широком смысле) является общей тенденцией, отражающей стремление исследователей познать растительность в ее органической связи со средой. Биогеоценологические исследования получают в нашей стране в последние годы все большее распространение, однако нередко выбор способа обработки накопленной разносторонней информации, характеризующей и растительность, и фауну, и микробиоту, и почвы, завершает исследование, хотя было бы логично именно с планирования начинать дорогостоящий цикл биогеоценотических наблюдений. При этом в силу «моды» на статистические методы исследователи непременно хотят получить в итоге статистические оценки, независимо от того, позволяют это делать собранные данные или нет. Показательной в этом отношении является рецензируемая работа. Если исключить две последние статьи сборника (о них речь пойдет ниже), то пять первых статей могут быть рассмотрены как главы монографии, так как они объединены общностью задачи, объекта, методов и формы изложения.

Из статьи «Природные условия Вороновского лугового стационара и методика исследований» (В. Д. Лопатин, В. А. Зайкова, с. 4—18) мы узнаем, что выбор исследуемых 7 участков был выполнен после изучения системы экологических рядов в районе исследования и представляет крайние, средние и центральные части трех экологических рядов «креста» В. Н. Сукачева (А, В, Д). Местоположение выбранных участков рассчитано по методу координат, который был опубликован авторами ранее и в целом вполне пригоден как один из вариантов ранговых оценок. Однако все же было бы целесообразно хотя бы в порядке сравнения воспользоваться и более простыми градиентами увлажнения и трофности, которые, как известно, хорошо согласуются с «крестом», и проверить правильность координации параллельным использованием также и шкал Х. Элленберга и Л. Г. Раменского. Удивляет отсутствие в статье фитоценотической таблицы, где бы полностью был приведен флористический

список для каждого из наблюдаемых участков. Сами по себе названия сообществ с использованием агроботанических эпитетов, подобных «злаково-бобоворазнотравный», мало информативны.

Стационар заложен в 1961 г., но по не указанной в книге причине использованы данные учетов только 1964 и 1969 гг. и, таким образом, вместо изучения динамики основных признаков биогеоценоза авторы провели лишь анализ двух статичных состояний. Это снижает ценность выполненного исследования и противоречит заглавию книги, где фигурирует слово «развитие», настраивающее читателя на восприятие закономерностей динамики.

При характеристике фактора увлажнения, который для луговых сообществ является особо важным, авторы опираются на предложенные ими ранее ранговые оценки ступеней увлажнения и переменности фактора. Выделяются следующие типы: устойчивый, кратковременно обильно-застойный, умеренно переменный, резко переменный и т. д. Эти оценки, как и весьма значимый для экологической оценки среды коэффициент засушливости, дающий представление об общем дефиците влаги, весьма интересны. Однако при режимных наблюдениях можно использовать и количественные параметры и таким образом статистически оценить и ступень увлажнения, и степень переменности водообеспеченности.

В этой же статье приведены описание почв всех участков в их исходном состоянии и нормы удобрений, которые на каждом участке ежегодно вносились весной в дозах N_{44-56}, $P_2O_{5\ 34-44}$, $K_2O_{\ 40-53}$. Для каждого удобряемого участка был подобран неудобряемый аналог и таким образом под наблюдением находилось уже не 7, а 14 участков. Безусловно, строгий выбор участков, хорошо представляющих основные типы лугов района исследования, и параллельный анализ действия удобрений на разные по экологии сообщества являются достоинством рассматриваемого исследования.

Весьма нечетко характеризуются методы сбора исходных данных. Сказано, к примеру, что урожай определялся как сумма двух укосов (с. 18), но сведений о том, каков размер площадок, нет. При характеристике методики взятия почвенных образцов для выделения подземной фитомассы, наоборот, указан объем монолита (25 × 25 × 30—35 см), но ничего не сказано о числе повторностей. Несколько лучше охарактеризованы методы учета эдафических показателей: почвенные образцы получались путем смешения 50 единичных образцов, которые брались почвенным буром из гумусового горизонта.

В следующей статье «Закономерности распределения количественных показателей луговых биогеоценозов в экоценотических рядах» (с. 19—38, В. Д. Лопатин) содержатся таблицы исходных данных по учетам 1964 и 1969 гг. Наличие таких таблиц является весьма ценным, так как целый ряд данных, полученных петрозаводскими луговедами, уникален и потому они могут именно в таком «сыром» виде быть полезны широкому кругу заинтересованных лиц (тем более что, как будет показано ниже, выполненная обработка их не вполне удачна). В этой статье также обсуждается важный для стационарных наблюдений вопрос выбора оптимальных сроков учетов данных о почвах, растительности и других компонентах биогеоценозов, и сделано признание, которое проливает свет на многие вопросы, возникающие при чтении трех следующих и основных, по замыслу авторов книги, статей. В. Д. Лопатин, в частности, пишет: «При постановке исследования мы не предполагали проводить ни корреляционный, ни тем более регрессионный анализы» (с. 21). Действительно трудозатраты «растеклись» по слишком большому числу изучаемых признаков, по каждому из которых получено недостаточно информации ни для характеристики экологических, ни для выявления динамических связей. Авторы тем не менее провели корреляционный анализ, а регрессионный, видимо, не только не предполагался, но и не проводился, так как никаких фактов, свидетельствующих о применении этого метода к полученным данным, в сборнике не содержится.

Количество признаков биогеоценозов, которые изучали авторы, очень велико и по учетам 1969 г. превышает 80. Учитывались признаки растительности (запас живой фитомассы, урожай сена, запас подземной биомассы, процентное участие в травостое экологических, биологических, агроботанических групп, кормовая ценность травостоя по Клаппу, процент покрытия мхами, эффективность удобрений в кормовых единицах, увеличение веса от удобрения надземной и подземной массы), почвы (объемный и удельный вес, скважность, запас воды в корнеобитаемом слое, pH водный и солевой, гидролитическая кислотность, поглощенные и обменные основания, подвижные формы основных элементов питания, подвижный алюминий), показатели биологической активности почвы (интенсивность выделения CO_2, активность инвертазы, протеазы, уреазы), микроорганизмы почвы (общее число бактерий, количество разных групп микроорганизмов), почвенные нематоды (количество нематод по экологическим группам и основным семействам).

Интересен выполненный графический анализ данных, приведенный на 16 рисунках в основном по данным учетов 1969 г. Графики построены в двух вариантах — как концентрические изономы в двухмерном пространстве использованных комплексных градиентов и как совмещенные проекции распределения их по одной оси. Дублирование это вряд ли оправдано и следовало бы ограничиться лишь первым графическим вариантом, так как второй ничего принципиально нового вскрыть не помогает. Все разнообразие полученных изономов В. Д. Лопатин свел к трем принципиальным типам отношения показателей к комплексным градиентам, которые различаются весьма нечетко. Сопоставляя эти изономы, тем не менее можно легко представить себе зависимость того или иного показателя от изменения факторов, выбранных в качестве осей координат.

Три следующих статьи («Взаимосвязи количественных показателей растительности в луговых биогеоценозах», с. 39—68, В. А. Зайкова; «Взаимосвязи количественных показателей свойств почв и ее микрофлоры в луговых биогеоценозах», с. 69—112, В. Д. Лопатин, В. В. Ершов; «Взаимосвязи количественных показателей нематод и общие закономерности взаимосвязей в луговых биогеоценозах», с. 113—138, Г. И. Соловьева) являются едиными частями одной целой главы, посвященной обсуждению результатов корреляционного анализа всех изученных показателей. Рассчитаны все возможные коэффициенты линейной корреляции между парами признаков отдельно для 1964 и для 1969 гг. и отдельно для удобренного и неудобренного варианта участков (свыше 5 тысяч коэффициентов). Комментарии к этим таблицам носят констатационный характер и авторы тяготеют к обсуждению всякого рода «валовых» показателей, подобных изменению числа достоверных связей в той или иной группе признаков в разные годы или в связи с удобрением. Никакого серьезного каузального анализа, когда за группами коррелирующих признаков усматриваются закономерности, авторами не проводится. Не имея возможности обсуждать частные моменты этих глав, сделаем несколько общих замечаний об использованном статистическом аппарате и форме, в которой авторы привели результаты.

1. Коэффициент линейной корреляции мало пригоден для измерения связей, отражающих экологические и биологические закономерности, по своей природе нелинейные. В некоторых случаях его можно использовать, но предварительно соответствующими тестами нужно обосновать линейность связи.

2. Как всякий выборочный показатель коэффициент корреляции имеет интервальные границы и потому нужно для доказательства его достоверности отвергнуть нулевую гипотезу. Это можно сделать, скажем, используя соответствующую таблицу из любого учебника статистики или биометрии. Для коэффициентов, рассчитаннных по 7 парам признаков, нижним порогом достоверных значений на доверительном уровне 95% (наиболее приемлемом для биолога) является 0.75. Значит, все коэффициенты

ниже этого значения статистически недостоверны. Таких недостоверных коэффициентов в таблицах сотни, но нигде не оговорен порог достоверности. Интуитивно можно уловить, что авторы считают достоверными коэффициенты, начиная с 0.6. Но даже в этом случае разбиение значений на классы 0.6—0.69 и 0.71 неправомочно, так как доверительные интервалы коэффициентов при малом числе пар оказываются очень широкими.

3. Коэффициент корреляции не выражается в процентах; умножение на 100 допустимо, но это делается только в целях удобства публикации.

4. При столь высоком порядке матриц необходимо использовать наглядные формы показа зависимостей между признаками, так как во многих тысячах цифровых данных тонут не только читатели, но и авторы. Можно воспользоваться одним из многочисленных алгоритмов группирования или ординации признаков (хотя бы сечением корреляционного цилиндра). Таким образом, признаки оказались бы разбитыми на группы и было бы легче объяснить причину ассоциированности.

5. Отсутствие статистической оценки достоверности коэффициентов делает неправномерным присутствие в многочисленных таблицах уже упомянутых «валовых» показателей (см. с. 64, 91, 132, 137, 138).

Заканчивая рассмотрение этих работ, остается подчеркнуть, что авторы в своих публикациях, как в линзе, сконцентрировали, увы, нередкие недостатки биоценологических исследований — отсутствие четкого планирования в соответствии с ресурсами средств и предполагаемой системой обработки данных. В результате эти несоответствия приводят к результату, который может быть сформулирован как «все и ничего».

Две заключающих сборник статьи стоят в стороне от работ Вороновского стационара, где работали В. Д. Лопатин и его сотрудники. Группа исследователей (С. Н. Дроздов, Г. С. Олимпенко, А. Ф. Титов, Т. С. Николаевская) в кратком сообщении «Характеристики основных морфологических признаков в популяции овсяницы луговой» (с. 139—141) привели статистические параметры (средние, ошибки, коэффициенты вариаций) для основных признаков популяции местного экотипа, выращенного в условиях культуры.

Статья Л. Г. Козлова «Влияние мелиоративных и агротехнических приемов на состав, структуру и продуктивность фитоценоза сеяного луга» (с. 142—161) носит прикладной характер и содержит ценные данные о влиянии разных способов мелиорации на урожай луговых трав. Как статистический тест оценки зависимостей автор также использовал коэффициент линейной корреляции, хотя сама структура материала наводит на мысль о целесообразности применения дисперсионного анализа.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР, Уфа.

Получено 27 II 1978.

УДК 019.941.002.01 : 581.14

Plant Growth Regulation. Proceedings of the 9th International Conference on Plant Growth Substances. Lausanne, August 30—September 4, 1976. Ed. by P. E. Pilet. Berlin. Springer, 1977. XII 305G, 128Hl. (**Регуляция роста растений.** Труды 9 Международной конференции, посвященной ростовым веществам растений, Лозанна, 1977)

L. S. GUREVICH. (A REVIEW)

Проблемы гормональной регуляции роста и развития растений давно привлекают внимание исследователей. В настоящее время эти проблемы разрабатываются необычайно интенсивно и широко. В последние годы

наблюдается качественный скачок в развитии представлений о механизмах действия фитогормонов, связанный в основном с разработкой новых высокочувствительных и специфичных физико-химических методов их анализа.

В августе—сентябре 1976 г. в Лозанне (Швейцария) состоялась Международная конференция специалистов, занимающихся изучением ростовых веществ растений. На конференции присутствовало 420 ученых, представлявших 42 страны. По материалам заслушанных на конференции докладов и сообщений выпущена книга, редактором которой является известный специалист по вопросам гормональной регуляции роста растений П. Э. Пиле.

В Предисловии редактор отмечает, что настоящая книга отличается от предыдущих изданий такого рода. Она содержит подробное изложение 30 основных докладов, в которых затрагиваются наиболее важные аспекты широко обсуждаемой проблемы, обосновываются новые подходы к ее решению и намечаются перспективы дальнейших исследований.

В связи с выступлениями ряда участников конференции о нецелесообразности подробного изложнения в итоговом сборнике содержания всех кратких сообщений частного характера, основные положения которых уже опубликованы авторами в журнальных статьях, в книге представлен только перечень из 203 таких сообщений. Этот перечень может быть полезен при подборе новой литературы в данной области. В конце книги помещен предметный указатель. Книга прекрасно оформлена, она содержит 128 четких и весьма наглядных иллюстраций. Книга разделена на 8 глав.

Первая глава, «Стенка растущих клеток», объединяет 3 доклада, в которых рассматриваются молекулярная структура первичной клеточной стенки, метаболизм составляющих ее полисахаридов и влияние гормонов на рост растяжением. В докладе Альбершейма, Мак Нейла и Лабавитца (P. Albersheim, M. McNeil, J. M. Labavitch, США) обсуждается механизм роста клетки растяжением как функция механических свойств первичной стенки. Изучена природа молекул, составляющих клеточные стенки, и представлена модель, описывающая связи этих молекул между собой, благодаря которым возникает структура, обладающая наблюдаемыми механическими характеристиками. Получены экспериментальные доказательства того, что первичные стенки всех двудольных, а также, по-видимому, всех однодольных растений построены однотипно и содержат одинаковые или функционально подобные полисахариды. Клеточное растяжение происходит вследствие внедрения в стенку вновь синтезированных полимеров. Гормональная стимуляция роста растяжением, как полагают авторы, выражается во временном размягчении клеточной стенки.

Проблеме метаболизма целлюлозы в связи с клеточным ростом посвящен доклад Маклачлана (G. A. Maclachlan, Канада). Целлюлозный каркас первичной клеточной стенки значительно увеличивается при обработке ауксином, что связано с возрастанием активности β-глюкансинтетазы. В присутствии ауксина возрастает также целлюлазная активность, другие гормоны не оказывают подобного влияния на выработку целлюлозы, хотя и усиливают откладку глюкана в клеточных стенках. Частичный эндогенный гидролиз целлюлозой способствует увеличению доступности акцепторных концов цепи β-1,4-глюкана для трансгликозилирования, что благоприятствует протеканию синтетических процессов. Индукция целлюлазной активности ауксином не связана с образованием этилена. Полагают, что целлюлоза метаболизируется в растягивающихся первичных стенках под влиянием тонко регулируемого комплекса ферментов, который действует на клеточной поверхности и катализирует включение новых карбогидратных единиц в постоянно вырабатываемую целлюлозу клеточных стенок, способствуя их растяжению.

В докладе Масуда (Y. Masuda, Япония) обсуждается вопрос о механизме влияния ауксина на процесс растяжения клеточных стенок, первым эта-

пом которого является размягчение. Процесс размягчения клеточной стенки состоит по крайней мере из двух фаз, причем ауксин действует на обе фазы. Начальная фаза вызывается водородными ионами, секреция которых стимулируется ауксином. Следующая фаза, связанная с деградацией глюкана гемицеллюлозы, инициируется ауксином, но не протонами. Индуцируемая ауксином секреция протонов может играть решающую роль во всем процессе размягчения клеточной стенки.

Вторая глава включает 4 доклада, объединенных рубрикой «Гормоны — мембраны». Венис (M. A. Venis, Великобритания) рассматривает вопрос о химической природе мембранных рецепторов ауксина. Проведено оригинальное исследование процессов блокировки мембранных рецепторных «сайтов» ауксина диазониевыми солями его близких структурных аналогов, причем было показано, что предварительная добавка нафтилуксусной кислоты (НУК) защищает рецепторные участки от ингибирования. Сделаны предварительные выводы о природе аминокислотных остатков, окружающих места связывания ауксина. По-видимому, в их число входят гистидин, аспартат (глутамат, тирозин), лизин и цистеин. Было выделено два ауксинсвязывающих белка (50 000 и 54 000 дальтон,) оба, по-видимому, являются димерами.

В докладе Морре и Черри (D. J. Morré, J. H. Cherry. США) суммированы экспериментальные доказательства быстрого, специфического, обратимого и температурнозависимого взаимодействия ауксина с мембранами плазмы. Обсуждается также природа транскрипционного фактора, стимулирующего РНК-полимеразную активность in vitro, который был выделен из очищенных изолятов плазменных мембран в присутствии 2, 4-D и ИУК. Полагают, что активный компонент этого фактора может быть низкомолекулярным веществом, растворимым в воде или спирте (гликолипид?). Приведена гипотетическая схема регуляции роста через взаимодействие ИУК со специфическими рецепторами мембран плазмы.

Маркер, Палег и Спотсвуд (A. Marker, L. G. Paleg, T. M. Spotswood, Австралия) с помощью ЯМР-спектроскопии исследовали структуру комплексов ИУК с тремя фосфолипидами. ИУК вызывает значительные и различные по величине сдвиги резонансных полос у всех трех фосфолипидов, т. е. изменения в структуре жирнокислотных компонентов липида и полярной азотсодержащей группы существенно меняют характер действия гормона на фосфолипид. Химические сдвиги, так же как величины констант диссоциации, свидетельствуют о взаимодействии ИУК с фосфолипидом в соотношении 1:1, хотя можно обоснованно предполагать возможность других стехиометрических соотношений — ИУК/фосфолипид (димер) 1 : 1 и ИУК/фосфолипид (димер) 2 : 1. Авторы заключают, что ИУК присоединяется к двум точкам молекулы фосфолипида: карбоксильная группа может связываться водородной связью с липидным фосфатом, а ароматическое кольцо индола комплексируется, вероятно, с четвертичным азотом полярной группы.

В докладе Марре (E. Marre, Италия) рассмотрены вопросы гормонального контроля ионного транспорта в растениях. Показано, что фузикокцин (ФК) занчительно увеличивает секрецию протонов и потребление калия в ряде растительных тканей. ФК активирует АТФ-азу, локализованную на клеточной мембране и способствующую обмену протонов на одновалентные катионы. ФК вызывает однотипные ответы в тканях всех исследованных до настоящего времени растений, что указывает на широкую распространенность и фундаментальную физиологическую роль ФК чувствительной системы. Некоторые важные физиологические эффекты растительных гормонов, включая влияние ИУК и цитокининов (ЦК) на рост клеток, абсцизовой кислоты (АБК) на закрытие устьиц, гиббереллинов ($ГК_8$) и АБК на некоторые аспекты прорастания семян, могут быть рассмотрены в связи со способностью этих гормонов контролировать ФК чувствительную H^+/K^+ обменную систему.

Для изучения самых различных сторон проблемы гормональной регуляции роста крайне необходима разработка высокочувствительных и высо-

коспецифических методов анализа гормонов. Этой проблеме посвящен третий раздел сборника «Анализ гормонов». В докладе Крозиера и Риви (A. Crozier, D. R. Reeve, Шотландия) подробно изложена методика высокоэффективной жидкостной хроматографии для анализа ГК$_s$, индолов и АБК. После препаративной хроматографии полуочищенных растительных экстрактов образцы ГК подвергали бензильной этерификации и последующей аналитической хроматографии в комбинации с масс-спектрометрией.

В работе Вигтмана (F. Wightman, Канада) метод газожидкостной хроматографии успешно применен для анализа эндогенных ауксинов в развивающихся органах растений. На ряде объектов показано, что фенилуксусная кислота наряду с ИУК является естественным компонентом тканей высших растений; ее концентрация в них достаточна для проявления стимулирующей рост активности. Была исследована динамика ауксинов в листьях табака на разных стадиях развития и четко установлен чрезвычайно важный факт корреляции между уровнем эндогенных ауксинов в ткани и последующей скоростью роста развивающегося органа.

Четвертый раздел книги объединяет 4 доклада под рубрикой «Ауксины и ингибиторы роста корня». В работе Калдевея, Гинкеля, Карманна и Паланда (H. Kaldevey, U. Ginkel, R. Karmann, I. Paland, ФРГ) подчеркивается, что до настоящего времени не получено четких доказательств конкуренции между ауксином и ингибиторами его транспорта за места связывания в транспортной системе. Высказывается предположение, что при изучениии действия любых факторов на транспорт ауксина следует учитывать возможность его иммобилизации и деградации. В экспериментах с двумя ингибиторами транспорта различной химической природы показано, что, несмотря на сходство конечных результатов, механизм их действия различен.

Доклад Эллиотта (M. C. Elliott, Великобритания) посвящен выяснению роли ауксинов в регуляции роста корня. Автор приводит доказательства того, что регуляция растяжения первичного корня и его геотропизм являются следствием взаимодействия акропетального потока ростового стимулятора ИУК, образующегося преимущественно в стебле, с базипетальным потоком ингибиторов роста (вероятно, в их состав входит АБК), высвобождаемых в корневом чехлике.

К аналогичному выводу приходит Пиле (P. E. Pilet, Швейцария). Кроме того, в опытах с применением микрохирургии показано, что вырабатываемый в корневом чехлике ингибитор не обладает видовой специфичностью и движется базипетально, а в апексе возможно его латеральное перераспределение в нижнюю часть органа, что приводит к положительной геотропической реакции корня. Эти данные вносят существенную поправку в теорию тропизмов Холодного—Вента в применении к корню, а именно, что регулятором его геотропической реакции не является ИУК.

В работе Вейна (R. L. Wain, Великобритания) продемонстрирована выработка ростовых ингибиторов в корневом чехлике не только при воздействии гравитации, но и на свету. Идентифицированы АБК и этилен, предполагается выработка на свету ксантоксина. Воздействие селективного гербицида 3,5-дииод-4-оксибензойной кислоты приводит к значительному ослаблению ингибиторного эффекта света на рост корней. Высказывается мнение о возможности практического применения гербицида для стимуляции роста корней в твердых почвах.

Пятая глава «Гиббереллины и цитокинины» включает 4 доклада. В докладе Мак Миллана (J. McMillan, Великобритания) описано использование [^{2}H]-метки в комплексе с масс-спектрометрией для идентификации метаболитов из экзогенных гиббереллинов ГК$_s$ в присутствии эндогенных гормонов, а также синтез некоторых 1,3-[* H] -ГК$_s$ из ГК$_3$ и ГК$_4$/ГК$_7$. Представлены последние данные о механизме сужения кольца и конверсии C_{20}-ГК$_s$ в C_{19}-ГК$_s$. Описана потеря биологической активности C_{19}-ГК$_s$ при 2β-гидроксилировании.

Остальные 3 доклада этого раздела посвящены изучению ЦК. В ра-

боте Фокса и Эриона (J. E. Fox, J. Erion, США, Великобритания) показано, что на рибосомах зародыша пшеницы содержатся два типа рецепторов ЦК с низким и высоким сродством к гормону. Выделен ЦК связывающий белок (М. В. 93 000 дальтон, $K_D = 5 \cdot 10^{-7} - 1 \cdot 10^{-6}$ М), обладающий высоким сродством и специфичностью. Этот белок наряду с другими (М. В. 30 000 дальтон, высокое сродство к ЦК; М. В. выше 250000 дальтон, низкое сродство к ЦК) содержится также в цитозоле. Рибосомы корня интактных пятидневных проростков, выросших в темноте, содержат большее количество белка с высоким сродством к ЦК, чем рибосомы стебля. Биологическая роль ЦК связывающих белков неясна.

В работе Вареинга, Хоргана, Хенсона и Дэвиса (P. F. Wareing, R. Horgan, J. E. Henson, W. Davis, Великобритания) подтверждается гипотеза о том, что в интактных растениях ЦК продуцируются корнем и транспортируются в стебель и листья. В то же время обнаружено, что срезанные листья подсолнечника и почки растений томатов с полностью удаленной корневой системой способны вырабатывать ЦК при достаточном минеральном питании. Уровни ЦК, продуцируемых корнем, зависят от «сигнала», вырабатываемого в листьях, реагирующих на изменение условий внешней среды.

В докладе Кламбта (D. Klämbt, ФРГ) приведены данные о стимуляции ЦК синтеза белка в опытах in vivo и in vitro. Афинная хроматография экстрактов из стеблей кукурузы и зародышей пшеницы на N^6-(Δ^2-изопентенил)-аденозин-сефарозе 6В позволяет выделить 4 ЦК связывающих белка.

Шестая глава объединяет 4 доклада под рубрикой «Этилен и другие регуляторы». В докладе Осборн (D. J. Osborne, Великобритания) рассматривается роль ауксина и этилена в регуляции клеточного роста. Идентифицировано 3 типа клеток-мишеней по их ростовому ответу на ауксин и этилен: тип 1 — растягиваются в ответ на ауксин, но не этилен; тип 2 — растягиваются в ответ на этилен, но не ауксин; тип 3 — растягиваются в ответ на обработку любым из двух гормонов, но механизмы регуляции роста в обоих случаях могут быть различны (ИУК и этилен по-разному влияют на активность β-глюкозидазы и 1,3-глюканазы).

В докладе Кенде и Хансона (H. Kende, A. D. Hanson, США) рассмотрен вопрос о роли этилена в процессе старения. Экспериментально обоснована рабочая гипотеза, согласно которой изменения в проницаемости мембран ведут в конечном итоге к увеличению синтеза этилена. Выработка этилена рассматривается как механизм, ускоряющий и интегрирующий процесс старения всего органа, а не как триггерный механизм старения.

В докладе Кефели и Кутачека (Y. I. Kefeli, M. Kutacek, СССР, ЧССР) обсуждены механизмы стимуляции и ингибирования ростовых процессов фенольными веществами. Эти соединения не обладают антигормональной специфичностью; более вероятно, что они модифицируют активность любого из известных фитогормонов.

В докладе Бокиона и де Сильва (P. F. Bocion, W. H. de Silva, Швейцария) описаны некоторые физиологические свойства нового ростового регулятора из класса моносахаридов — дикегулака (ДКГ). ДКГ подавляет апикальное доминирование, обладает ингибиторным действием на ряд биотестов, которое устраняется экзогенной $ГК_3$. Исследовано взаимодействие ДКГ с ИУК и кинетином, показано перемещение ДКГ из листьев и стебля к апикальным зонам.

Седьмая глава книги «Гравитация и световые эффекты» включает 4 доклада. Первым помещен чрезвычайно интересный и содержательный обзор Вилкинса (M. B. Wilkins, Шотландия), в котором дана критическая оценка современного состояния знаний о механизмах геотропических реакций стеблей и корней двудольных растений. Анализируются результаты изучения роли ауксина, гибберелллина и ингибиторов в геотропической реакции стеблей, а также данные об ингибиторах, участвующих в геотропизме корня.

В работе Сиверса и Волькмана (A. Sievers, D. Volkman, ФРГ) проведено ультраструктурное исследование георецепторов корня. Статоциты корневого чехлика характеризуются расположением шероховатого эндоплазматического ретикулума с седиментированными на нем амилопластами на дистальном полюсе клетки. Полярная организация этих клеточных органелл является условием восприятия гравитации. АБК ингибирует развитие полярности клеток.

В работе Бруинсмы (J. Bruinsma, Нидерланды) экспериментально обоснован принципиально новый взгляд на природу фототропизма (аналогичный по сути выводу Пиле о механизме геотропической реакции корня). Возможность применения к проросткам двудольных растений теории Холодного—Вента ставится под сомнение, так как спектрофлуориметрически удалось показать, что в процессе фототропического изгиба в гипокотилях не происходит латерального перераспределения ИУК. Полагают, что фототропический изгиб связан с транспортом ингибиторов из семядолей.

Галстон (A. W. Galston, США) обосновывает предположение о том, что фотопериодическая индукция имеет место в том случае, когда изменение состояния фитохрома или другого пигмента синхронизировано с событиями циркадной ритмики, приводящими к экспорту пока еще не идентифицированного лабильного стимула (флоригена) из листа в почку. Автор полагает, что этот стимул в свою очередь способствует усилению транспорта питательных веществ в том же направлении.

Восьмая глава книги «Гормональный контроль» содержит 5 докладов.

В докладе По-Ленёль (C. Péaud-Lenoël, Франция) обсуждается вопрос о влиянии гормонов на цикл клеточного деления. Получены данные о непрямом влиянии ауксина на клеточный цикл. Ауксин оказывает специфическое воздействие на S-фазу синтеза ДНК. ЦК не влияют на S-фазу цикла. Полагают, что механизмы белкового синтеза функционально независимы от действия ЦК, а биосинтез специфических белков митотического аппарата может контролироваться ЦК.

Обзор Аддикота и Вайтра (F. T. Addicott, S. M. Wiatr, США) посвящен проблеме гормонального контроля опадения органов. Будучи чрезвычайно сложным процессом опадение регулируется всеми известными в настоящее время гормонами: ауксин ингибирует, а этилен и АБК ускоряют опадение. ЦК и $ГК_s$ влияют на этот процесс косвенно. Клетки отделительного слоя секретируют гидролитические ферменты, разрушающие клеточную стенку, особенно пектиновые вещества серединной пластинки.

В докладе Чайлахяна (СССР) рассматривается состояние проблемы «Гормональные регуляторы цветения растений». Несмотря на то что выдвинутая автором 40 лет назад гормональная теория цветения в своей общей форме получила широкое признание, природа гормонов цветения до настоящего времени не вполне ясна. Можно обоснованно считать, что $ГК_s$, способные индуцировать и стимулировать цветение, играют важную роль в этом процессе. Однако практически отсутствует ясность в вопросе об антезинах — веществах, непосредственно ответственных за формирование цветка.

Доклад Дэвиса, Пробестинга и Гианфагна (P. J. Davies, W. M. Probesting, T. J. Gianfagna, США) посвящен результатам исследования гормональной регуляции процесса старения целого растения. Авторы полагают, что старение является результатом изменения выработки $ГК_s$ листьями в совокупности с образованием фактора старения (неизвестной природы) в развивающихся плодах (или оттоком в них веществ, необходимых для апикального роста).

В докладе Кокинга (E. C. Cocking, Великобритания) обсуждаются вопросы о связи процессов роста и развития изолированных протопластов с уровнем эндогенных и экзогенных регуляторов роста. Ауксин специфически индуцирует увеличение и разрыв протопластов. Обсуждается влияние ростовых веществ на регенерацию клеточной стенки и последующие процессы роста и развития протопластов.

В заключение следует подчеркнуть широту затронутых на конференции проблем и глубину их разрешения, что в значительной степени обусловлено применением усовершенствованных методов анализа фитогормонов. Ауксины, $ГК_s$ и АБК анализируют с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией; кроме того, для количественного анализа ИУК широко используется спектрофлуориметрия. Этилен определяют с помощью газовой хроматографии. Для выяснения тонких механизмов действия фитогормонов применяют ЯМР-спектроскопию.

Книга представляет несомненный интерес не только для специалистов, изучающих фитогормоны, но и для широкого круга исследователей, занимающихся проблемами роста и развития растений.

Л. С. Гуревич.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 I 1978.

Biophysikalische Analyse pflanzlicher Systeme. Herausgegeb. von Prof. Dr. K. Unger, Quedlinburg, Gustav Fischer, Jena, 1977. S. 301. (**Биофизический анализ растительных систем.** Под ред. проф. К. Унгера. 1977)

S. A. DYRENKOV. (A REVIEW). BIOPHYSICAL ANALYSIS OF PLANT SYSTEMS

В октябре 1974 г. в Потсдаме по инициативе Президиума Академии сельскохозяйственных наук ГДР и Института растениеводства (Кведлинбург) состоялся II международный симпозиум «Биофизика растительных систем». Представленные на симпозиуме доклады и несколько дополнительно присланных статей были редакционно переработаны под руководством профессора К. Унгера (K. Unger, ГДР) и составили сборник, который благодаря удачной компоновке и вводной статье, написанной К. Унгером и Ю. Россом (СССР), представляет собой коллективную монографию. Книга дает представление о современном состоянии биофизического анализа растительных систем. Ее рефератом может быть краткое изложение общего подхода к биофизическому моделированию, содержащееся в статье К. Унгера и Ю. Росса, и перечисление тем остальных 31 статьи, написанных учеными из восьми европейских стран.

Исследования, имеющие целью повышение продуктивности культурных растений, как и вообще исследования первичной биологической продуктивности, идут по двум основным направлениям: 1) рассмотрение частных проблем, объединяемых такими рубриками, как «Фотосинтез», «Респирация», «Поглощение питательных веществ», «Процессы транспорта веществ» и т. п.; 2) попытки представить процесс формирования урожая в целом на основе измерения главных параметров самих растений; при этом характеризуются отношения идиотипа и окружающей среды, нормы реакции идиотипа и т. п.

Создание научной отрасли «Биофизика растительных систем» следовало бы рассматривать как попытку объединить эти в настоящее время еще сильно расходящиеся направления. Объединение достижимо при применении системного подхода с помощью создания адекватных, иерархически расчлененных моделей (понятие «модель» употребляется в смысле, который вкладывают в него современные биофизики).

Моделирование процесса формирования урожая, как полагают составители сборника, позволит сделать многочисленные частные научные достижения достоянием практики и в конце концов перевести на индустриальную основу производство сельскохозяйственной продукции.

В последние годы достигнуты заметные успехи в создании количественной теории продуктивности сельскохозяйственных растений в посевах (посадках). В этой теории формирование урожая рассматривается на

основе трех основных процессов: фотосинтеза, дыхания и транспорта ассимилятов. Во внимание принимаются также влияние внешней среды и некоторых внутренних факторов жизни растений.

Унгер и Росс представили схему модели продуктивности растительных насаждений (Pflanzenbestand), основанную на этой теории (с. 13, рис. 1).

Модель состоит из трех частично перекрывающихся блоков: гидрометеорологического, биофизического и физиологического.

Гидрометеорологический блок составляют уравнения и алгоритмы, которыми описываются зависимость посевов от внешних условий атмосферы и почвы, в особенности энергетический и водный обмен, обеспеченность растений питательными веществами.

В биофизический блок включены уравнения и алгоритмы, описывающие процессы, связанные с фотосинтезом, дыханием, транспирацией и обеспечением растений минеральными веществами.

Оба блока, вместе взятые, образуют так называемую статическую модель продуктивности растительного насаждения, на основе которой можно рассчитывать увеличение сухой фитомассы за короткие отрезки времени (дни) в зависимости от условий среды, учитывая при этом видовые и сортовые особенности рассматриваемых растений.

Физиологический блок охватывает важные для формирования урожая процессы распределения и перераспределения ассимилятов, процессы роста и развития растений.

Образованная из трех блоков модель формирования урожая, или модель продуктивности, позволяет вычислить увеличение сухой фитомассы в течение вегетационного периода для отдельных органов растений в том случае, если имеется долгосрочный прогноз погодных условий и некоторые данные об интенсивности физиологических процессов в растениях.

Гидрометеорологический блок разработан в настоящее время наиболее полно; биофизический — намного меньше, особенно в сопоставлении фотосинтеза и дыхания, устьичной регуляции, обеспеченности растений минеральными веществами. Этим существенным вопросам уделяется внимание в целом ряде статей сборника.

Слабее всего «проработан» физиологический блок: транспорт ассимилятов, механизмы регуляции роста и развития растений, перехода от вегетации к репродукции. В сборнике лишь в пяти докладах ученых из ГДР предложены новые подходы к моделированию процессов и явлений, входящих в этот блок.

Почти все прочие доклады в большей или меньшей степени могут быть рассмотрены в рамках эскизно описанной Унгером и Россом модели. В большинстве их предлагаются частные модели подсистем, входящих в три блока. За исключением доклада румынских специалистов (W. Copony, Ch. Pamel) «О подходах к биометрическому моделированию при исследованиях продуктивности картофеля», в котором описан статистический метод моделирования на базе множественного регрессионного анализа, во всех статьях сборника модели основаны на дифференциальных уравнениях, связывающих величины более или менее удачно выбранных показателей состояния подсистем. Из докладов становится очевидным, что конструирование дифференциальных уравнений осуществляется как исходя из термодинамически обоснованных балансовых уравнений, так и из эвристических представлений авторов.

При моделировании очень важен временно́й аспект.[1] От сроков прогноза, которыми намерены оперировать авторы, находятся в зависимости и ограничения растительных подсистем, и выбор уравнений (и показателей), описывающих состояние подсистем, и изменения среды. В этом плане статьи сборника довольно разнообразны и удачно сгруппированы в пять разделов.

---

[1] См., например, «Теоретические и прикладные аспекты анализа временно́й организации биосистем». Под ред. В. Е. Соколова. «Наука», М., 1976.

Первый раздел — «Биофизические модели формирования урожая» — содержит две статьи обзорного (общефилософского, методологического и терминологического) характера (C. T. de Wit, Нидерланды; D. A. Charles-Edwards, I. H. M. Thornley, Великобритания) и семь статей по конкретным вопросам.

В статье Р. А. Полуэктова (СССР) «Математическая модель продуктивности растений» изложен разработанный в Агрофизическом научно-исследовательском институте (Ленинград) подход к математическому обоснованию программирования и оперативного управления агротехническими мероприятиями при формировании урожая сельскохозяйственных культур.

Комплексная биофизическая модель продуктивности сельскохозяйственных культурных растений «погода—почва—урожай» предложена А. Р. Константиновым (СССР). Модель разработана на примере озимой пшеницы (с учетом сортов) и использует 21 показатель, получаемый в посевах экспериментально.

Действенность принципа Либиха в растительных моделях обсуждается в статье Ю. И. Гильдермана (СССР). Посвященный частной модели доклад О. Д. Сиротенко (СССР) назван «Нестандартная модель для водного и теплового режима и продуктивности растительного посева».

Кроме докладов советских ученых и упомянутого ранее доклада румынских специалистов по картофелю, в серии экспериментальных имеются два интересных доклада ученых из ГДР «К моделированию продукции биомассы культурных растений» (K. Unger, St. Claus) и «К моделированию подсистем, продуцирующих (конкретную) продукцию растений» (St. Claus).

В этих двух докладах, содержащих несколько вариантов моделей, рассматривается специальный идиотип культурных растений, который предназначен для получения зерна. Авторы пытаются зафиксировать в модели нормы реакции такого идиотипа на изменения внешней среды, условия перехода от вегетативной фазы к репродукции.

Второй раздел — «Биофизические модели энергетического и водного режима растений» — содержит семь статей.

В статье «Имитационная модель ассимиляции и транспирации растительного покрова, основанная на общих закономерностях» (F. W. T. Penning de Vries, Нидерланды) использован синтез релевантных аспектов физиологии, биохимии, микрометеорологии и физики. Работа теоретически обоснованной модели воспроизводит процессы дневного и годового хода CO_2-обмена, транспирации, роста кукурузы, пшеницы и райграса в большинстве зон Земли при «нестрессовых» (нормальных) условиях среды в период вегетативного роста.

Ю. К. Росс в статье «Условия радиации в растительных посевах» развивает свои подходы к моделированию, известные по отечественной публикации.[2]

Х. Молдау (СССР) в своей статье обсуждает условия максимизации плодоношения водным стрессом.

Остальные статьи носят чисто фитофизиологический характер. В них даны результаты исследований состояния воды в листьях (P. Cruiziat, Франция), энергетического и водного режима листьев в связи с устьичной регуляцией (St. Claus, K. Unger, ГДР), оценки условий диффузии CO_2 через мезофилл листа (B. Slavik, ЧССР), изучения транспирации и выделения CO_2 в зависимости от степени открытия устьиц (M. Peisker, ЧССР).

Третий раздел — «Биофизические аспекты метаболизма у растений». Здесь собраны наиболее специализированные доклады физиологов, представляющие, по моему мнению, больший интерес сутью экспериментов и физиологических результатов, чем методическими подходами к моде-

---

[2] Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л., Гидрометеоиздат, 1975.

лированию. Круг вопросов, обсуждаемых авторами, очень широк: математическое моделирование метаболизма азота у высших растений на основе экспериментов с мечеными атомами (E. Winkler, G. Hübner, ГДР), моделирование цикла Кельвина (А. Лауск, СССР), отношения между пуриновым и энергетическим обменом у растений (G. Schwarz, W. Schälike, T. Schulmeiser, ГДР), значение посредников переноса в мембранном транспорте, диффузии в «свободном пространстве» и симплазматического транспорта в растительных тканях (R. Ehwald, H. Görig, ГДР), особенности кинетики роста, стимулированного гиббереллином (L. Senf, H. W. Liebisch, H. R. Schütte, R. Blume, ГДР).

Несколько статей посвящено вопросам распределения и перераспределения веществ и энергии между различными органами растений: в проростках *Triticum aestivum* L. (P. Hoffmann, Chr. Krause, ГДР), в период созревания пшеницы (U. Laubig, M. Lummitsch, W. Hoberg, ГДР), а также количественного соотношения между издержками энергии и накоплением веществ у бобовых (W. Damisch, ГДР).

Четвертый раздел назван «Установление физических показателей растительных систем». Он содержит всего два доклада, представляющих частный интерес: «Создание оптимальных условий освещения для получения высокого урожая зерна пшеницы» (R. Focke, ГДР) и «Модельные представления о проведении электрического тока в листьях» (H. Schreiber, K. Kreeb, ФРГ).

Особое место в сборнике занимает пятый раздел «Моделирование при анализе экосистем». Он состоит из пяти статей, три из которых явно выходят по содержанию за рамки трехблоковой системы, предложенной составителями. Это — «Предпосылки к изучению устойчивости и толерантности к нагрузкам экосистем» (G. Stöcker, A. Bergmann, ГДР), «Энергетические экограммы антропогенных экосистем» (K. Kreeb, K. Schneider, ГДР) и «Энергетический оборот в экосистеме» (K. Unger, ГДР). Особенно интересна вторая статья. Авторы сравнивают составляющие энергетических потоков и объекты, аккумулирующие энергию, в четырех антропогенных системах: г. Штутгарт (ФРГ, 1970 г.), сельские округа Эсслинген и Еринген (ФРГ, 1970 г.) и сельскую местность Хенини (Тунис, 1973 г.), и приходят к заключению, что высокоцивилизованные и технизированные региональные экосистемы нестабильны, неразвитые — стабильны и равновесны, так как они живут только за счет перераспределения приходящей естественным путем солнечной энергии.

Две другие статьи «Биологические основы моделирования продукции вещества и использования энергии в водном растительном сообществе *Typha latifolia* и *T. angustifolia*» (M. Gärtner, ГДР) и «Микроклиматическая дифференциация растительности в прудах для разведения рыбы» (K. Přibán, P. Šmid, I. Květ, ЧССР) имеют частный характер.

Даже из краткого реферата можно сделать вывод, что сборник «Биофизический анализ растительных систем» — значительное событие в ботанической литературе. Он интересен всем ботаникам общей постановкой проблем биофизического (и математического) моделирования, а специалистам, кроме того, — чисто биологическим содержанием отдельных статей.

С. А. Дыренков.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства

Получено 3 II 1978 г.

УДК 019.941:002.01:727.65(07)

А. К. Скворцов. Гербарий. Пособие по методике и технике. «Наука», М., 1977, 199 с. Тираж 16 000

A. N. KRASNOVA, A. I. KUSMICHOV. *A. K. SKVORTSOV*. HERBARIUM. MANUAL ON METHODS AND TECHNIQUE. 1977

Большой интерес к гербарному делу является одной из лучших черт, характеризующих ботанические традиции в нашей стране. Об этом свидетельствует и довольно обширная библиография работ, начавших издаваться еще с конца прошлого века, порой с такими характерными названиями, как известная книга В. И. Талиева «Руководство к сознательной гербаризации», выпущенная в 1900 г. В последнее время в связи с расширением объема коллекций гербарное дело переживает свое второе рождение. Отметим еще и то, что ряд крупнейших травохранилищ по своей научной значимости переросли рамки того учреждения или научного общества, в недрах которого они возникли, и ныне представляют огромное национальное достояние.

Давно назрела необходимость в издании современного справочного руководства по гербарному делу, в котором бы учитывались важнейшие достижения и тенденции в этой прикладной области ботанической науки. Таким изданием является книга А. К. Скворцова, вышедшая в издательстве «Наука» в 1977 г. Она состоит из «Введения», шести глав и «Приложения». Книгу в целом отличают тщательная проработка поставленных вопросов, большое внимание к деталям, которые можно использовать в практической работе. Автор учел обширную литературу, как старую, так и новую, — 123 работы отечественных ученых и 265 — иностранных. Можно поэтому сказать, что книга представляет собой органическое соединение устоявшихся традиционных приемов ведения гербарного дела с самыми новейшими, связанными с научно-технической революцией. Отметим еще и то обстоятельство, что сам автор является специалистом по этим вопросам: выступает по ним с докладами и лекциями и в ботанической прессе.

Во «Введении» автор отмечает, что термин «гербарий» можно рассматривать в широком и узком понимании. Каждый гербарный образец является документом, содержащим максимум информации. Но для того чтобы он был документом, необходимо соблюдать одно элементарное правило — тщательно собирать и засушивать растения и столь же тщательно их оформлять. Это требование общеизвестно и общеобязательно, и, может быть, не стоило бы (уже в который раз!) повторять эту азбучную истину, но в том-то и дело, что определенная часть ботаников это требование не принимает во внимание. Кому из нас не приходилось сталкиваться при разборе старых коллекций даже профессионалов-ботаников с тем фактом, когда из-за того, что растения были засушены небрежно и отсутствовали этикетки, ценность сборов практически равнялась нулю.

Первая глава представляет исторический обзор гербарного дела. Приводятся довольно обстоятельные сведения о первых гербариях и первых коллекторах. Начало гербаризации связывается с именем профессора Гини, жившего и работавшего в первой половине XVI в., ученики которого собирали гербарий, использовав в качестве образца, как предполагается, не сохранившиеся коллекции учителя. Упоминаются также и другие коллекторы и дальнейшая судьба их гербариев. Для широкого круга систематиков и флористов, да впрочем и не только для них, эти сведения в той или иной мере являются известными. Тем не менее преподнесенные автором, они как бы читаются и воспринимаются заново. Начало гербаризации автор относит к эпохе Возрождения, что, видимо, правильно. В связи с этим невольно возникает необходимость анализа причин, побудивших ученых-натуралистов и медиков (ботаников как таковых тогда еще не было) заняться составлением «травников», как, пожалуй, правильнее можно назвать первые коллекции. Задача эта, по-

видимому, не из легких, хотя даже ее постановка безусловно дала бы возможность навести «мосты» из прошлого в настоящее, характеризующееся столь острым сознанием огромной непреходящей ценности коллекций, накопленных многими поколениями ученых, и, наконец, из настоящего в будущее. Ведь совершенно очевидно, что первые коллекции — «травники» — предназначались для удовлетворения и несколько иных запросов, не всегда непосредственно связанных с научными целями. Конечно, это выходит из круга тех вопросов, вполне четких и конкретных, которые поставил перед собой автор. Мы только хотим акцентировать внимание на целесообразности рассмотрения именно этого аспекта начального периода в истории гербариев.

С наибольшим вниманием читается обстоятельно написанный раздел о современном состоянии и перспективах развития Гербариев — то, что сейчас так оживленно обсуждается ботанической общественностью. Автор в развитии своих прежних взглядов разделяет Гербарии на большие (более 2 млн. листов), средние (от 200 тыс. до 2 млн.) и малые (от 50 до 200 тыс.). Однако все-таки основным качественным показателем является не число гербарных листов, а продуктивность активно используемых фондов, которая определяется количеством работающих там исследователей, числом публикаций, интенсивностью обмена, увеличением фондов и другими показателями. Здесь же обсуждаются и перспективы роста гербариев, которые тесно зависят от непрерывного увеличения фондов, проблемы кадров, рабочих помещений и их оборудованием и других насущных и важных вопросов, требующих безотлагательного решения. Нам хотелось бы сделать еще следующее замечание. Кадры, помещения, справочно-информационная служба, — это все-таки нормативно-прикладная сторона деятельности Гербариев. Специалисты — систематики, работающие в Гербариях постоянно или эпизодически — являются скорее потребителями содержащейся в них информации. Другая сторона — это гербарное дело как научная дисциплина. Конечно, этот вопрос опять выходит за рамки обсуждаемой книги, но она сама наводит читателя на подобные размышления. Выскажем их. Сейчас Гербарии обслуживают прежде всего нужды флористики и систематики, т. е. они удовлетворяют сегодняшние запросы ботанической науки. Но развитие систематики беспредельно. Сошлемся хотя бы на книгу Н. А. Заренкова (1976), где эта мысль достаточно четко аргументирована. В будущем наряду с традиционной тематикой, например критико-систематическим изучением отдельных естественных групп растений больших территорий, перед систематиками неизбежно встанут новые задачи, которые выдвинет развивающаяся наука. С деятельностью Гербариев будет тесно переплетаться тематика по охране и рациальному использованию растительного мира. Очевидно, удовлетворить будущие запросы систематики, охраны растительного мира и других направлений можно лишь при условии последовательно проводимой политики так называемых «целенаправленных» сборов в широком смысле, стратегию и тактику которых еще предстоит разработать. При таком подходе возникает необходимость в создании научной дисциплины, которая была бы обращена к основным аспектам деятельности гербариев. В связи с этим нам представляется целесообразным различать такие понятия, как гербарное дело, смысл которого всем понятен и ясен, и гербариеведение. В нашем понимании — гербариеведение — это наука, обслуживающая гербарное дело и тесно связанная с систематикой, флористикой, фитоценологией (или в широком смысле — геоботаникой), ресурсоведением и другими ботаническими дисциплинами. Гербариеведение — это одновременно и профессиональные занятия лиц, работающих непосредственно в Гербариях. Отметим, что при обсуждении состояния и перспектив развития Гербариев наряду с гербарным делом обсуждаются и некоторые аспекты гербариеведения. Разработка теоретических основ гербариеведения при нынешнем состоянии гербариев, решающих сложные задачи, может показаться излишней, даже преждевременной, но это необходимо ввиду того большого значения, какое они имеют сейчас и которое не-

сравненно возрастает в обозримом будущем. В отдельных странах уже много делается для материальной поддержки гербариев. Об этом свидетельствуют и приводимые Скворцовым данные.

В остальных разделах книги рассматриваются технические приемы сбора растений (глава 2), прессования и сушки (глава 3), оформления коллекций (глава 4), хранения и использования гербариев (глава 5). Все эти приемы, «отработанные» многими поколениями ботаников, тщательно систематизированы Скворцовым. Особенно следует отметить шестую главу об обмене, одалживании и передаче гербарных материалов. В прежних руководствах эти вопросы никогда не ставились. Есть и другие очень ценные новые материалы: например изложены приемы и способы гербаризации в условиях тропиков (как следствие участившихся поездок советских ботаников в зарубежные страны). Но все ли основные экологические группы растений, требующие особых специфических приемов гербаризации, учел автор? Недостаточно подробно (всего один абзац на с. 64) изложена техника гербаризации водных растений. И это несмотря на повышенный всесторонний интерес к данной экологической группе растений. Следует также отметить, что гигрофиты вообще плохо представлены в Гербариях. Хотелось бы также акцентировать внимание на следующем очень важном моменте, связанном с гербаризацией. Речь идет о том, какие растения следует собирать, имея в виду их габитус. Для систематиков, особенно монографов отдельных групп, нередко создают трудности растения, отклоняющиеся от типичных формы. Последние бывают двух типов — естественные, которые по тем или иным причинам ранее не попали в поле зрения специалистов, и нетипичные, появление которых обусловлено различными агентами внешней среды. Ботаникам-профессионалам это известно, и при сборах они отбирают первые, которые при дальнейшем изучении нередко оказываются новыми формами или даже видами. Однако поскольку книга, как сказано в аннотации, представляет интерес не только для специалистов, но и для широкого круга читателей (а точнее лиц, интересующихся ботаникой), то в целях обеспечения «сознательной гербаризации», выражаясь словами В. И. Талиева, именно для этой категорией коллекторов приведенное выше разъяснение было бы уместно дать в рецензируемой работе.

Очень подробно автор останавливается на современных способах хранения, документации и обеспечения справочно-информационной службы гербарных фондов. Это и специально сконструированные металлические шкафы-сейфы, компьютеризация и другие несомненно полезные нововведения, значительно облегчающие и ускоряющие работу исследователей. Этот круг вопросов является предметом обсуждения в ботанической литературе. Однако внимательно просматривая появляющиеся в печати материалы, нельзя не прийти к выводу, что «первое очарование» от достижений, которые внес в гербарное дело научно-технический прогресс, прошло, и наступило время их трезвой оценки. Книга Скворцова в этом убеждает. Не останавливаясь на безусловно ценных новшествах, которые не вызывают возражения, например на преимуществе металлических шкафов перед деревянными (хотя в самое последнее время раздаются отдельные голоса выступающих в пользу опять-таки деревянных), поговорим, как это и делает Скворцов, о компьютеризации. На примере опытов Гербариев Канады и США автор показывает положительные и отрицательные стороны этой пока сложной и дорогостоящей операции. Прямого однозначного ответа относительно целесообразности компьютеризации Гербариев он не дает и как бы предоставляет сделать этот вывод самому читателю. Но, вероятно, и автор и большинство ботаников будут единодушны в том, что фонды далеко не всех Гербариев можно закодировать. Дело в том, что гербарии, которым обеспечено вечное хранение, как уже отмечалось выше, все-таки удовлетворяют запросы сегодняшнего дня. Нельзя предусмотреть, какая информация, переведенная на язык электронных машин, будет интересовать будущих флористов и систематиков. Знание не стоит на месте. Взять хотя бы системы растений, да и само представле-

ние о виде, которые неизбежно являются исторически преходящими. В конце концов все сводится к эвристической ценности конечного выхода компьютеризации-информации. Будет ли она удовлетворять запросы, например, систематиков-флорогенетиков, нередко самые неожиданные, «сногшибательные», появляющиеся в самом начале исследования интуитивно? Здесь невольно вспоминаются слова Томаса С. Элиота: «Где наша мудрость, потерянная ради знаний, где наши знания, потерянные ради информации?!». «Мудрость и знания» развивающейся флористики и систематики приобретаются в конечном счете не в обращении к информации, записанной на перфокарте, а из непосредственной работы над гербарием. Это касается основных фондов. Небольшие именные коллекции, например хранящийся в Киеве (KW) гербарий известного французского ботаника конца XVIII—начала XIX вв. И. Э. Жилибера, состоявшего также некоторое время и на русской службе в Вильно и Гродно, переводить на язык ЭВМ нет смысла. Для таких коллекций, представляющих одновременно и мемориальную ценность, достаточно иметь подробные каталоги. Однако для прикладных целей, в частности ресурсоведения, использование ЭВМ целесообразно. В таком случае при большом массиве гербарных материалов можно ограничиться разумной выборкой.

Компьютеризация, так и не внедренная в крупнейшие гербарии мира, предельно «обнажила» некоторые стороны самого процесса гербаризации, казавшиеся прежде мало существенными. Укажем на одну из них. При подготовке данных для ЭВМ первое, с чем приходиться сталкиваться оператору, это «адрес» гербарного листа — его этикетка. Стоит признать, что она всегда была «больным» местом ботаников. Если коллекторов XVII—XVIII и даже XIX вв., писавших от руки краткие лаконичные этикетки, еще можно понять, учитывая также и то, что на первых порах коллекции растений нередко выполняли роль «Hortus siccus» («сухих садов»), то как-то архаично по содержанию выглядят этикетки некоторых наших коллекторов, когда вся неповторимость, уникальность сбора выражается одной, ничего не говорящей фразой, например: в окрестностях Киева, Москвы, Ленинграда, Севастополя, Одессы и т. д. Подобные этикетки серийно изготовляются (разумеется с использованием самых новейших достижений множительно-копировальной техники!) не только для массовых сборов одного вида, но и для растений разной экологии какого-либо конкретного изученного района.

Определенное значение для преодоления этих и других недостатков в отношении этикетирования имел бы единообразный обязательный перечень тех сведений, которые должны сопровождать каждый гербарный лист. В этом отношении заслуживают внимание предложение И. Д. Кильдюшевского (1973) об унификации местообитаний при сборах мохообразных или приведенная автором методика для детализации сведений о местонахождениях, принятая в Институте биологии Латвийской ССР.

К числу вопросов, имеющих непосредственное отношение к культуре гербарного дела, относится издание специальных «Путеводителей» и подробных справочников по отдельным Гербариям. Большинство ботаников имеют представление о составе гербарных фондов крупнейших травохранилищ страны хотя бы по тем публикациям, которые время от времени появляются в отечественной периодике. Но вряд ли это спасает положение, ведь туда попадают самые общие сведения, а также и те, которые являются «престижными» для данного Гербария, например, наличие именных коллекций, и совсем опускаются многие интересные детали. Во всяком случае необходимость издания подобных справочников очевидна. Недаром Гербарий МГУ им. Сырейщикова, несмотря на значительное количество публикаций информационного характера, уже выпустил подобное издание (Павлов и др., 1978).

Один из разделов обсуждаемой книги посвящен вопросам, о которых как-то не принято писать в литературе, очевидно, понимая, что они сами собой подразумеваются. Речь идет об этике гербарной работы. Автор значительно расширил эту тему, что вполне оправдано. Писать об этом, ко-

нечно, стоит. Продолжая эту тему, хотелось бы еще остановиться на культуре обращения с гербарным материалом. Во всех ли вузах прививаются подобные навыки? Видимо, не везде. Как можно объяснить такой, например, ординарный факт, когда вчерашний выпускник, положив перед собой толстую пачку гербарных листов, начинает старательно ее «перелистывать», иначе и не назовешь подобное обращение. Или такая «мелочь», тоже очень знакомая гербарным работникам, когда приехавший издалека специалист переписывает подряд все этикетки, совершенно не интересуясь, к каким конкретным экземплярам они относятся.

Книга Скворцова читается с интересом. Написана она живым и образным, характерным, пожалуй, именно для этого автора, языком. Правда, порой автор изменяет привычному стилю изложения. Например, во второй главе раздел «Гербарный лист, гербарный экземпляр, гербарный сбор» (с. 52—53) написан настолько сухо, что после предшествующей главы, очень интересной, имеющей местами эмоциональную окраску, как-то с трудом вначале понимаешь, что же на самом деле представляют собой гербарный лист, гербарный экземпляр и гербарный сбор, хотя речь идет о самых обычных и знакомых вещах. И начинаешь думать, не проще бы было этот материал поместить в «Приложении». И еще. Стоило ли автору повторять необоснованное обвинение в адрес старейшего московского ботаника П. А. Смирнова по поводу якобы имевшего место существенного ущерба, причиненного им тюльпану коктебельскому в Крыму при сборах растений? Ведь в свое время редколлегия «Ботанического журнала» принесла П. А. Смирнову извинения за нетактичные высказывания, содержавшиеся в статье Ю. А. Лукс и И. В. Крюковой.

Книга Скворцова хорошо иллюстрирована, особый интерес представляют рисунки на с. 122, 123, 125; она изящно полиграфически исполнена. Тираж солидный — 16 000 экземпляров, что и дало возможность ее широкого распространения.

Книга представляет интерес для специалистов. Несомненно, что она будет также способствовать повышению ботанической культуры учителей, студентов-биологов и работников краеведческих музеев.

ЛИТЕРАТУРА

Заренков Н. А. (1976). Лекция по теории систематики. М. — Кильдюшевский И. Д. (1973). Об унификации обозначений условий местообитания при сборах мохообразных. Бот. ж., 58, 2. — Павлов В. П., И. А. Губанов, А. В. Барсукова, Т. В. Багдасарова. (1978). Гербарий Московского университета.

А. Н. Краснова, А. И. Кузьмичев.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 18 II 1978.

УДК 019.941:002.01:502(091) (470.63)

Природа Ставрополья. Ставрополь, 1977, 206 с., тираж 1500, ц. 35 к.

E. P. MATVEYEVA. (A REVIEW). THE NATURE OF STAVROPOL REGION. 1977

Рецензируемое издание подготовил Ставропольский краевой Совет Всероссийского общества охраны природы (ВООП).

Книга написана несколькими авторами и посвящена разным аспектам охраны природы.

Первый раздел «Человек и природа» (с. 5—29) составлен Г. Г. Старшиковым (первый заместитель председателя Крайисполкома, председатель президиума Краевого совета ВООП). Знаменательно, что книга об охране природы начинается статьей представителя советской

власти края, являющегося одновременно руководителем общества охраны природы.

Автор раскрывает тесную взаимосвязь человека и природы, говорит о заботе советской власти об ее охране с момента издания первого декрета, подписанного В. И. Лениным 6 сентября 1918 г., и последующих — вплоть до решения XXV съезда КПСС. Упоминаются имена выдающихся ученых, внесших большой вклад в это благородное дело. Автор сообщает, что в Ставрополье работает 38 общественных инспекций, около 90 постов и 256 отраслевых секций общества охраны природы. Далее рассказано о мероприятиях, проводимых в крае по охране земли, воды, зеленых насаждений и других объектов, и отмечено большое значение воспитания детей, туристов и всех граждан в духе бережного отношения к природе.

В разделе «Проблемы, научные исследования» (с. 3—63) авторами Д. М. Ильченко и В. Н. Муравьевым раскрыто значение леса в жизни человека. Это показано в историческом плане. Приводится обильный цифровой материал по загрязнению воздуха техногенными выбросами и о роли леса в очищении воздуха и насыщении его кислородом.

Уделено внимание вопросам биологической устойчивости и эффективности древесных пород в условиях города в зависимости от их природных особенностей (теневыносливости, теплолюбивости, холодостойкости, отношения к влаге, почве и другим факторам). Показаны, перспективы восстановления и современное состояние лесов на земном шаре.

Е. И. Рябов в разделе «Улучшим плодородие почв» (с. 63—73) отмечает пагубные последствия уничтожения растительного покрова, защищающего землю от ветровой и водной эрозии. В Ставрополье около 50% распахиваемых земель находится в распыленном состоянии, следствием чего являются низкие урожаи. Ураганные ветры, характерные для края, поднимают тучи пыли (пыльные бури). Автор указывает пути предотвращения отрицательных явлений, которые реально проводятся в ряде хозяйств.

В разделе «Водоемы и рыбы Ставрополья» (с. 74—87) В. И. Козлов сообщает, что в Ставрополье создано много водохранилищ, а в горах насчитывается 145 озер при сравнительно невысокой обеспеченности равнинной части края природными водными ресурсами. Характеризуется разнообразие форм рыб. Отмечаются молодость рыбного хозяйства края и необходимость бережного подхода к чистоте водных бассейнов.

Раздел «Быть национальному парку в Карачаево-Черкесии» (с. 87—97) написан В. В. Савельевой. С большим знанием, увлеченно, автор рассказывает о природе, сообщает интересные сведения об уникальных природных объектах Карачаево-Черкесии. При этом показывается тот вред, который наносится этим объектам из-за слабо регулируемой массовой посещаемости их людьми.

Так, на северный Кавказ ежегодно приезжают более 10 млн. отдыхающих. Только в Тебердинском заповеднике число зарегистрированных посетителей возросло с 6.8 тыс. в 1949 г. до 400 тыс. в 1974 г. Такое «нашествие» людей наносит подчас непоправимый ущерб природе и в первую очередь растительности. Прекратить эти посещения невозможно, да и не нужно, но необходимо введение определенных ограничений. Для этого и предполагается организация национального парка в Карачаево-Черкесии, где посетители будут обязаны соблюдать определенные правила поведения.

Раздел «Круги на пастбищах» с. (90—105) Д. С. Дзыбов посвятил рассмотрению неоднородности растительного покрова, формирующегося в результате выпаса скота. «Круги» образуются на местах стойбищ, скотопрогонов и временных стоянок животных. Концентрация экскрементов на ограниченных участках пастбищ обогащает почву питательными веществами, и в частности азотом, вследствие чего формируются высокорослые травостои, ярко окрашенные в интенсивно зеленый цвет. Подобные же явления наблюдаются и на «остожьях», т. е. участках, бывших под стогами сена.

Другой раздел того же автора «Из истории охраны природы у черкесов» (с. 105—109) содержит интересные сведения. Автор сообщает о богатстве, истории культуры Черкессии, уходящей в глубь веков. Ведущей отраслью экономики в горах всегда было скотоводство, и здесь выработались определенные традиции, которые созвучны современным природоохранным мерам, особенно в отношении растительного покрова степей и лугов.

Эти традиции касаются приемов, степени и последовательности выпаса скота на разных типах травостоев, сохранения зарослей ценных кормовых, лекарственных и декоративных растений. Сообщается, что загрязнение воды подвергалось у черкесов осуждению. Источники, особенно с минеральными водами, тщательно огораживались. Запрещалось близ селений устраивать свалки мусора. Очажную золу и мусор складывали в нерассыпаемые кучи, которые постепенно превращались в плотные холмики. Большое внимание уделялось воспитанию детей и молодежи в духе уважения к земле и растительности. Так, например, считалось признаком невоспитанности собирать большие букеты цветов. Черкесы не использовали в пищу дикорастущие травы и грибы (за исключением свербиги и бутеня), но лекарственные растения, деревья и кустарники находили применение у населения. Автор призывает к сбору исторических сведений об охране природы, как у черкесов, так и у других горских народов, с целью использования их для пропаганды.

В разделе «Живой мир и дети» (с. 110—123) об этом же пишет С. Г. Гурская. Она показывает необходимость воспитания у детей умения наблюдать явления природы и бережно относиться к ней.

С интересом читается раздел «Сохраним для потомков» (с. 124—143) В. Г. Гниловского. В нем описаны геологические памятники Ставрополья — горы, причудливой формы скалы, камни, конкреции, пещеры.

В. В. Скрипчинский и В. Г. Танфильев в разделе «Ценные участки природной растительности» (с. 143—154) показывают необходимость сохранения участков комплексной и сухостепной целины, ковыльной степи с кустарниками, злаково-разнотравной степи, лугово-степных полян, заливаемого леса, дубравы, букового леса и др.; все это уже только фрагментами сохранилось в разных экотопах.

В. Г. Гниловский посвятил свой раздел теме «Географические реликвии и знаки» (с. 154—161). Через территорию Ставрополья проходят интересные географические линии, например параллель 45° с. ш., делящая Северное полушарие на две части, а также меридиан 45° в. д., служащий срединной линией 3-го часового пояса. Ставится вопрос о введении памятных знаков на этих и других местах. Рекомендуется увековечить места падения метеоритов, восхождения первой русской экспедиции на Эльбрус и т. п.

Раздел «Очерки, заметки, путевые впечатления» (с. 162—190) написан В. В. Савельевой. Автор ярко и красочно воссоздает картину природы в разные времена года: «капризы» зимы и поздней осени с перепадами тепла и холода, снегом, инеем, дождем и солнцем и великолепием хвойных горных лесов в снежном уборе; весну и лето с буйным и красочным разнотравьем в степях и лугах.

Описана пещера «Южный слон» с 12 разведанными залами, 9 гротами и 7 галереями и Травертиновая балка с ее лесом, цветами, грибами родником, известняковыми глыбами. Эта балка заповедана, но надо охранять от разрушения и пещеру. Обращает внимание автор и на причудливые каменные изваяния, имеющие то форму слона, то лягушки, то других животных. Следовало бы охранять и эти уникальные памятники природы.

Следующий раздел назван «Весенняя симфония» (автор А. Г. Рейнтблат). Он посвящен описанию голосов птиц, обитающих в парках и лесах, и птиц и зверьков водоемов полупустыни Ставрополья.

Заканчивается рецензируемая книжка «Стихами о природе» Г. Фатеева.

Как следует из всего сказанного, книга написана хорошими специалистами, любящими природные объекты своего края и заботящимися о со-

хранении их красоты. Из недостатков следует отметить несоответствие между ярким словесным описанием объектов и во многих случаях их серыми, нечеткими, невыразительными изображениями, представленными на фотографиях (Архыз, с. 45; Сенгилеевское водохранилище, с. 75; Субальпийские луга, с. 102; Каменные ворота, с. 115, Ящерица, с. 129; Массовое цветение луга, с. 150; Цветы в горах, с. 172; Грот в Травертиновой балке, с. 186; Лягушка, с. 189). Издательству следовало либо забраковать фотографии, представленные авторами, либо подретушировать их. Черно-белые заставки и цветные фото на обложке выполнены хорошо. В целом же книга интересна и полезна для познания природы Ставрополья и надо надеяться, что она послужит делу охраны ее разнообразных объектов.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 II 1978.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 581.9

ГОРДЯГИНСКИЕ ЧТЕНИЯ

E. L. LYUBARSKI, V. I. POLUYANOVA. THE GORDYAGIN READINGS

Андрей Яковлевич Гордягин (1865—1932) — выдающийся советский ботаник, член-корреспондент АН СССР с 1929 г. Окончив в 1884 г. Пермскую гимназию и в 1888 г. Казанский университет, он почти всю жизнь в нем работал.

А. Я. Гордягин провел обширные исследования растительности и почв Среднего Поволжья, Южного Урала, Западной Сибири и Северного Казахстана и внес большой вклад в разработку методики геоботанических исследований и в теорию геоботаники. В частности, он разработал представление об экологической приуроченности фитоценозов, об их сезонной динамике и сукцессиях, о роли доминирующих видов в создании их внутренней среды, ввел рациональную номенклатуру при описании растительности, внедрил в геоботаническую науку количественно-статистические методы исследования.

Им исследованы взаимоотношения леса и степи, объяснено происхождение сибирских черноземов и солонцовых почв, проведена серия экспериментов и наблюдений над зимним испарением древесных растений.

С. И. Коржинский и А. Я. Гордягин сыграли основную роль в создании и развитии хорошо известной Казанской геоботанической школы. А. Я. Гордягин возглавлял ее около 40 лет, воспитав много выдающихся учеников и оставив глубокое научное наследие, оказавшее большое влияние на развитие советской геоботаники.

Кафедра ботаники Казанского государственного университета и Казанское отделение Всесоюзного ботанического общества приняли решение регулярно раз в три года в конце октября (ориентируясь на дату его рождения) проводить научные чтения в честь А. Я. Гордягина.

Первые Гордягинские чтения состоялись в Казани 31 октября 1977 г. Во вступительном слове председатель Казанского отделения ВБО, заведующий кафедрой ботаники Казанского государственного университета **Е. Л. Любарский** отметил, что казанские ботаники гордятся своей принадлежностью к тому направлению в науке, прочный фундамент которого заложил А. Я. Гордягин. Затем были заслушаны 5 докладов. Ученик А. Я. Гордягина **М. В. Марков** (Казань) в докладе «Жизненный путь А. Я. Гордягина» подробно изложил историю развития ботанических исследований в Казанском университете и рассказал о роли А. Я. Гордягина в становлении Казанской геоботанической школы. **В. С. Порфирьев** (Казань), также ученик А. Я. Гордягина, в докладе «А. Я. Гордягин и геоботаника» осветил основные теоретические положения А. Я. Гордягина, высказанные им в области геоботаники. **Ю. Н. Нешатаев** (Ленинград) в докладе «Роль А. Я. Гордягина в развитии математических методов в геоботанике» показал А. Я. Гордягина как первопроходца во внедрении математических методов в отечественную геоботанику. Доклад ученика А. Я. Гордягина **В. Д. Авдеева** (Ровно) «Каменистая степь в трудах А. Я. Гордягина» был посвящен полемике, которую вел в свое время Гордягин, отстаивая свои представления о сущности каменистой степи. **И. М. Хомякова** (Воронеж) сделала доклад «Механизм смены пород в сложных сосняках».

В заключение Е. Л. Любарский подчеркнул, что казанские ботаники будут и впредь следовать традициям, установленным А. Я. Гордягиным, это — почвенно-геоботанические комплексные исследования, эколого-физиологическое изучение растений — компонентов фитоценоза, развитие и применение математических методов исследования.

БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА О А. Я. ГОРДЯГИНЕ

Баранов В. И. (1933). О жизни и работе А. Я. Гордягина. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 93, 6.
Большая Советская энциклопедия. (1972). Гордягин А. Я., 7, 79.
Келлер Б. А. (1933). Памяти Андрея Яковлевича Гордягина. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 93, 6.
Липшиц С. Ю. (сост.) (1947). Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь, 2. М.

Марков М. В. (1952). Из истории Казанской геоботанической школы. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 112, 7.
Марков М. В. (1960). Кафедра геоботаники и систематики растений. Научная деятельность кафедр биолого-почвенного факультета (к 40-летию Татарской АССР). Уч. зап. Казанск. гос. унив., 120, 3.

Е. Л. Любарский,
В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет.

Получено 13 VI 1978.

УДК 002.704.31 : 634.0.232.4 : 58.006

ТРОИЦКИЙ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗАПОВЕДНИК

(к 50-летию со дня основания)

L. A. ANTONOVA. THE TROITSKY PROTECTION FOREST. (ON THE 50TH ANNIVERSARY OF FOUNDATION)

Пермский государственный университет и Пермское отделение Всесоюзного ботанического общества провели 21—23 ноября 1977 г. юбилейную научную конференцию, посвященную 50-летию со дня основания Троицкого лесостепного заповедника. Заповедник был организован по инициативе Д. А. Сабинина и В. В. Никитина в 1927 г. в южной лесостепи Зауралья, в 30 км юго-восточнее г. Троицка (Челябинская обл.). В 1951 г. он был переименован в Троицкое учебно-опытное лесное хозяйство Пермского государственного университета. Здесь на небольшой территории (площадь заповедника 1200 га) сохранилась зауральская березовая лесостепь с участками разнотравно-красноковыльной степи на плакорах и луговой степи на межколочных полянах. В заповеднике успешно решаются задачи охраны природы и интенсивно проводится научная работа.

В 17 докладах, заслушанных на конференции, подведены итоги научных исследований в области ботаники, физиологии растений, почвоведения, почвенной микробиологии, гидробиологии озер, энтомологии, арахнологии и териологии, выполненных за 50 лет существования заповедника. По материалам исследований в заповеднике опубликовано более 200 научных работ, защищены докторские и кандидатские диссертации. Здесь сложились научные направления и школы П. А. Генкеля, А. Н. Пономарева и А. И. Оборина. Основой продуктивной научной работы явилось тесное содружество ученых старшего поколения и студенческой молодежи. Троицкий заповедник — превосходная школа экологического воспитания студентов, из которой вышли многие ботаники и зоологи, успешно работающие сейчас в науке.

В первый период существования Троицкого лесостепного заповедника ведущими были исследования по физиологии степных ксерофитов, выполненные под руководством П. А. Генкеля. В последующие годы наиболее крупными научными направлениями стали исследования по мелиорации солонцов и изучение экологии опыления растений.

Исследования по мелиорации солонцов проводились под руководством А. И. Оборина более 40 лет (в настоящее время они продолжаются его учениками). В качестве химических мелиорантов испытывались гипс и отходы промышленности, содержащие сернокислое железо. Применение их дало положительный эффект. Рекомендации А. И. Оборина использованы Госпланом СССР при составлении нормативов по гипсованию почв лесостепного Зауралья. В последние годы наряду с химической мелиорацией начаты работы по их биологической мелиорации. Перспективными для возделывания на сильно засоленных почвах оказались донник белый венгерский, волоснец ситниковый и некоторые другие растения. Работы по мелиорации солонцов с самого начала носили комплексный характер. Они сопровождались наблюдениями за колебаниями уровня почвенно-грунтовых вод и изменением их химического состава, изучением физико-химических свойств и биодинамики почв, а также изучением водного режима и минерального питания растений.

Исследования по репродуктивной биологии степных растений, в частности по экологии их опыления, начаты в заповеднике с 50-х годов. Создателем этого научного направления является А. Н. Пономарев. За последние два десятилетия были изучены экология энтомофильного опыления люцерны, экология анемофильного опыления степных злаков, полыней, осоковых, ситников, подорожников, клейстогамия у ковылей, протерандрия у зонтичных, нектаровыделение у энтомофильных растений, жизнеспособность пыльцы злаков и т. д. Открыто явление взрывчатого и порционного цветения у злаков, сформулировано представление о динамической анемофилии злаков и показана ее ведущая роль в симпатрическом видообразовании. Результаты многолетних работ в этой области нашли отражение в ботанической литературе. В последнее время большое внимание уделяется исследованию гинодизации и других половых форм цветковых растений. Выявлен видовой состав гинодиэцичных, истинно двудом-

ных и гетеростильных растений флоры Троицкого заповедника. В дальнейшем намечено расширить и углубить исследования по цитоэмбриологии и генетике гинодиэции, в частности по наследованию пола в семенном потомстве женских и обоеполых особей, изучению семенной продуктивности разных половых форм и т. д. Будут продолжены исследования половой структуры природных популяций гинодиэцичных, истинно двудомных и гетеростильных видов в географическом аспекте.

Параллельно с вышеназванными научными направлениями был выполнен целый ряд других интересных исследований. Из них следует назвать работы Д. Ф. Федюнькина, посвященные влиянию мертвых растительных остатков на степную растительность (1939—1941). Они полностью подтвердили мысль И. К. Пачоского о том, что режим заповедания приводит к резким изменениям в составе и структуре степных травостоев.

Комплексное изучение биогеоценозов лесостепи — новое научное направление в Троицком лесостепном заповеднике. Оно создано по инициативе А. И. Оборина и А. Н. Пономарева. В связи с начатыми исследованиями на территории заповедника в 1972 г. выделены участки для стационарных наблюдений — биогеоценотические стационары, в пределах которых описаны типичные почвенные разности и растительные ассоциации. Составлены почвенные и геоботанические карты стационаров. Описаны также леса-колки, расположенные на территории заповедника. Сопоставление этих описаний с материалами лесоустройств прошлых лет показало, что лесопокрытая площадь за 50 лет существования заповедника увеличилась на 60%. Причины этого явления, очевидно, связаны не только с заповедным режимом, но и с относительно благоприятными для возобновления леса условиями в рассматриваемый сравнительно влажный период. На первом этапе биогеоценологических исследований основное внимание было сосредоточено на различных проявлениях сезонной и погодичной динамики степных биогеоценозов. Исследованы такие явления, как смена аспектов в степных сообществах в связи с сезонным ритмом активности насекомых-опылителей, сезонные и погодичные изменения продуктивности разнотравно-красноковыльной степи, динамика полевой влажности и солевого состава почв типичных биогеоценозов, погодичная изменчивость семенной продуктивности и урожайности доминантов степных сообществ и некоторые другие. Проведенные исследования позволят в дальнейшем перейти к главной поставленной проблеме — выяснению происхождения и основных путей эволюции Зауральской березовой лесостепи.

На основе докладов, заслушанных на конференции, подготовлен и сдан в печать сборник «Троицкий лесостепной заповедник». В этом сборнике публикуется полная библиография научных работ, выполненных в заповеднике.

Л. А. Антонова.

Пермский государственный университет. Получено 23 I 1978.

Vol. LXIV *№ 1*

January, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

СОДЕРЖАНИЕ